11.34
36

591.34
D36
212273

BOOK 591.34.D36 c.1
DEEGENER # WESEN UND BEDEUTUNG
DER METAMORPHOSE BEI DEN INSEKTEN
3 9153 00144618 8

Date Due

Digitized by the Internet Archive
in 2010 with funding from
Boston Library Consortium Member Libraries

http://www.archive.org/details/wesenundbedeutun00deeg

Wesen und Bedeutung der Metamorphose bei den Insekten

Eine gemeinverständliche Einführung in die Insektenwelt

von

Prof. Dr. P. Deegener

Mit 27 Abbildungen nach Original-Zeichnungen

Leipzig
Verlag von Theod. Thomas
1910

591.37
D36

Nachdruck verboten — Alle Rechte vorbehalten
Copyright 1910 by Theod. Thomas, Leipzig

Druck von Hallberg & Büchting, Leipzig

Die gesamte Naturwissenschaft steht heute unter dem Einfluß des Entwicklungsgedankens. Man ist im Laufe der Zeit allgemein zu der anfangs kaum beachteten Erkenntnis einzelner hindurchgedrungen, daß jedes lebende Wesen sein Dasein in einem Zustande beginnt, welcher mehr oder weniger von der schließlichen Gestaltung des erwachsenen Tieres verschieden ist; daß in dem Ei, wie es den mütterlichen Körper oder wenigstens den Ort seiner Entstehung verläßt, das fertige Tierchen nicht schon in allen seinen Teilen voll entwickelt enthalten sei, um nur zu seiner endlichen Größe heranzuwachsen, sondern daß aus einem Klümpchen Plasma oder lebender Bildungssubstanz durch formverändernde Vorgänge der Körper erst allmählich aufgebaut wird, also aus Anfängen, die den Uneingeweihten nicht ahnen lassen, welch ungeheuer kunstvoll und zweckmäßig gestaltetes Wesen aus ihm hervorgehen wird.

Bei dieser Erkenntnis, die uns einen tiefen Einblick in die gewaltige Gestaltungskraft der Natur gewährt hat, ist die Wissenschaft indessen nicht stehen geblieben. Sie hat durch vergleichende Untersuchung der lebenden und der ausgestorbenen, nur noch in fossilen Resten erhalten gebliebenen Tierwelt in kaum noch bestreitbarem Grade wahrscheinlich gemacht, daß nicht nur das Einzelwesen sich von einfachen Anfängen aus entwickelt, sondern daß auch die Stämme des Tier- und Pflanzenreiches ihr Dasein in ihrer jetzigen Gestalt einem langen Entwicklungsverlaufe verdanken, also beispielsweise der Mensch nicht als solcher schon die junge Erde bewohnte, sondern auf eine stattliche Ahnenreihe tierischer Vorfahren zurückblicken kann, so gut wie jedes andere jetzt lebende Tier. Die Wissenschaft, welche diesen Ahnenreihen, dem Stammbaum der Lebewesen nachforscht, ist als Stammesgeschichte oder Phylogenesis bezeichnet worden. Sie stützt sich vielfach auf die Entwicklungsvorgänge, die wir bei der Entstehung des Einzelwesens aus dem Ei beobachten, und Haeckel hat den Satz aufgestellt, daß die Entwicklung des Einzeltieres eine gekürzte, aber auch vielfach nachträglich veränderte Wiederholung der Stammesentwicklung sei. Diese nachträglichen Veränderungen bringen eine große Schwierigkeit für die Beurteilung der einzelnen Entwicklungsstufen und ihrer Organisation mit sich; denn es muß in jedem Falle entschieden werden, was einem stammesgeschichtlich (phylogenetisch) älteren Zustande entspreche, also von den Vorfahren ererbt sei, und was man als

nachträgliche Erwerbung anzusehen habe, welche infolge einer teilweisen Entwicklungsbeschleunigung bei den Einzelwesen früher erscheinen kann, als sie stammesgeschichtlich gebildet wurde. Die Entstehung aus dem Ei lehrt uns die Erfahrung kennen, die Stammesgeschichte konstruieren wir, es herrscht daher nur auf ihrem Gebiete Unsicherheit. Wir werden sehen, daß wir zu einem eingehenderen Verständnis und einer zutreffenden Beurteilung des Wesens der Metamorphose der Insekten, sofern sie als nachembryonaler Entwicklungsprozeß stammesgeschichtlich verwertet werden soll, nicht gelangen können, wenn wir uns die Scheidung von später Erworbenem einerseits und von den Vorfahren Ererbtem andrerseits nicht immerwährend angelegen sein lassen. — —

Was haben wir uns unter einer „Metamorphose" vorzustellen? — Das griechische Wort heißt Gestaltsveränderung oder Verwandlung, bedeutet aber doch noch etwas mehr, als wir mit diesen Ausdrücken im allgemeinen zu sagen pflegen. Jede Entwicklung ist ja ihrem Wesen nach eine Veränderung der Gestalt, ohne eine Metamorphose sein zu müssen. Zunächst liegt die Metamorphose der Zeit nach stets hinter der Entwicklung im Ei; sie beginnt erst, nachdem sich das junge Tier längere Zeit selbständig ernährt hat und bezieht sich somit nur auf den Unterschied zwischen dem erwachsenen, geschlechtsreifen und dem jugendlichen, aus dem Ei geschlüpften Einzeltier. Aber auch diese Bestimmung reicht noch nicht aus; denn gewiß ist das menschliche Kind noch nicht geschlechtsreif und mit seinem dicken Fettpolster in der Haut, das der ganzen Körpermodellierung jene Rundung gibt, die wir bei dem älteren Menschen vermissen, mit seinen später verschwindenden Gaumenfalten, den zahnlosen Kiefern, dem verhältnismäßig erheblich längeren Darm und dadurch aufgetriebenen Bauch, dem noch nicht abgeplatteten Brustkasten, dem abweichenden Verhältnis zwischen Hirn- und Gesichtsschädel von dem Erwachsenen auffallend genug verschieden; und doch ist es noch niemand eingefallen, dem Menschen eine Entwicklung mittels Metamorphose zuzuschreiben. Ganz scharf läßt sich nun dieser Begriff in der Tat nicht umschreiben und man kann verschiedener Ansicht darüber sein, wie weit man ihn ausdehnen wolle. Es dürfte sich daher empfehlen, den gewöhnlichen, jedem schon von der Schule her geläufigen Gebrauch des Wortes beizubehalten: diejenigen Insekten machen eine Metamorphose durch, deren Jugendformen von dem erwachsenen Tier recht verschieden sind und Organe besitzen, welche diesen letzteren fehlen. Die Metamorphose wird dann als eine unvollständige bezeichnet, wenn kein Puppen-

zustand zwischen Larve und erwachsenes Tier eingeschaltet ist, und als vollkommen, wenn eine Puppe auftritt. Damit ist zunächst rein äußerlich der Begriff bestimmt. Das Wesen der Verwandlung, die Gründe und Art der Gestaltung der Jugendform zu einer Larve und das Bedingtsein des Puppenzustandes durch die abweichende Organisation der Larve werden wir noch zum Gegenstande einer eingehenden Betrachtung zu machen haben.

Nicht jede, das Ei verlassende Jugendform der Insekten kann eigentlich als Larve bezeichnet werden, wie es allgemeiner Gebrauch ist. Führt sie im wesentlichen dieselbe Lebensweise wie das erwachsene Tier, das man unter dem Namen der „Imago" von der Jugendform zu unterscheiden pflegt, so ist biologisch keine Ursache aufzufinden, aus welcher normalerweise das junge Tier in seinem gesamten Bau erheblich von der Imago abweichen sollte. Es wird nur begreiflich, daß es noch nicht vollständig ausgebildet ist, daß es das Ei in noch nicht ganz vollendetem Zustande verläßt und notwendig kleiner sein muß, als seine Mutter; deshalb notwendig, weil die Eier, welche in besonderen Organen des Mutterleibes, den Eierstöcken oder Ovarien entstehen, natürlich die Größe des Mutterkörpers niemals erreichen können und um so kleiner sein müssen, in je größerer Anzahl sie hervorgebracht werden. Es ist ja allgemein bekannt, daß die Insektenweibchen verhältnismäßig viele Eier abzulegen pflegen.

Nun muß das junge Tier sich unter Ausnutzung des ihm im Ei zur Verfügung stehenden Raumes und der Reservenahrung, des Dotters, so weit entwickeln, daß es nach dem Ausschlüpfen imstande ist, selbst für seine Ernährung zu sorgen. Daher werden alle diejenigen Organe zunächst in ihrer Entwicklung zurückgehalten werden können, welche zur Erhaltung des jungen Lebens nicht unbedingt nötig sind, zum Beispiel die Flügel und die Geschlechtsorgane. Wenn sich in solchen Fällen die Jugendformen von der fertigen Form, d. h. der Imago unterscheiden, so sind es nur negative Kennzeichen, die ihnen den Stempel des noch nicht Vollendeten aufdrücken: ihnen fehlen Organe des erwachsenen Tieres entweder noch ganz oder diese sind noch nicht voll entfaltet. Solche Jugendzustände, welche als „Larven" von anderen ja niemals vollendeten Jugendformen, die bei allen Tieren angetroffen werden, zu unterscheiden ganz unberechtigt erscheint und in der Konsequenz dazu führen müßte, junge Hunde und Kinder als Hunde- und Menschenlarven zu bezeichnen, finden wir bei allen denjenigen Insekten, welche keine Metamorphose durchmachen. Will man dem allgemeinen Gebrauche folgend für sie den Ausdruck Larven dennoch beibehalten, so

sollte man sie doch als primäre Larven*) von den echten Larvenformen wohl unterscheiden. Daß die Entwicklung dieser primären Larven in gerader Linie fortschreitend zu ihrem Endziel gelangt, wird am klarsten werden, wenn wir an der Hand einiger Beispiele diesem einfachen Entwicklungsweg folgen.

Vergleicht man eine junge Feldheuschrecke (Fig. 1) mit einer erwachsenen, so fällt der verhältnismäßig erheblich größere Kopf des jungen Tieres auf. Daß gerade dieser Körperabschnitt größer, d. h. mit Rücksicht auf den übrigen Körper in seinem

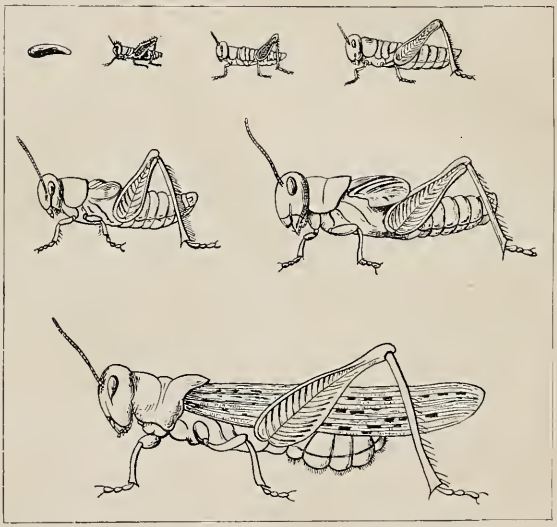

Abb. 1. Die Metamorphose eines Acridiers in 7 Stadien

Wachstum vorausgeeilt ist, wird vielleicht daraus verständlich, daß die kleine Heuschrecke schon leistungsfähiger Kiefer bedarf, um ihre Nahrung zu zerkleinern, und kräftig wirkende Kauorgane auch eine feste, stabile und genügend große Kopfkapsel erfordern, an welcher sie und ihre Muskeln einen geeigneten Ansatz finden. Der Hinterleib, welcher erst später die voll entwickelten Geschlechtsorgane zu bergen hat und erst dann recht geräumig sein muß, ist bei dem jungen Tier noch verhältnismäßig klein. Von den Flügeln ist zunächst noch keine Spur entwickelt, weil sie zur Erhaltung des Einzeltieres nicht erforderlich sind; und im Zu-

*) Das heißt Larven erster Ordnung.

sammenhang hiermit erscheint es auch ganz natürlich, daß die Brust noch nicht die Ausgestaltung erfahren hat, welche wesentlich durch die Flügel bedingt wird, indem sie sich an die Mittel- und Hinterbrust ansetzen und indem ihre Muskeln für sich eine starke und ausgedehnte Ansatzfläche erfordern. Dagegen sind die Beine und namentlich auch die stammesgeschichtlich doch sicher erst spät erworbenen Springbeine mit ihren stark verdickten und verlängerten Oberschenkeln und den schlanken, gestreckten Unterschenkeln schon bei der jugendlichen Heuschrecke wohl ausgebildet; denn das Tierchen bedarf ihrer als wichtiger Organe zur Fortbewegung bei dem Aufsuchen seiner Nahrung und um sich Angriffen durch seine weiten Sprünge schnell zu entziehen. Beobachtet man im Frühjahr die Heuschreckenbrut auf sonnigen, pflanzenbewachsenen Waldwiesen, so wird man sich davon überzeugen, wie weit und hoch sie ihren noch leichten Körper auch ohne Zuhilfenahme der Flügel, welche dem erwachsenen Tier zur Verlängerung der Sprungbahn dienen, springend fortzuschnellen vermögen, so daß es gar nicht leicht gelingt, sie mit der Hand zu fangen, zumal sie bei ihrer geringen Größe dem verfolgenden Blick im Pflanzengewirr leicht entschwinden. — Schließlich lehrt uns die genauere Betrachtung, daß die Fühler oder Antennen in der Jugend eine geringere Gliederzahl besitzen, als im Alter, ein Verhalten, welches sich aus der geringeren Länge dieser Kopfanhänge leicht versteht.

Mit jeder Häutung, welche die Heuschrecke durchmacht, verändert sich ihr Aussehen etwas, und ganz allmählich und stufenweise wird der Körper seiner schließlichen Form entgegengeführt, indem anfangs noch ganz kurze Flügelanlagen sichtbar werden, die sich mit jeder Häutung vergrößern, jedoch nicht gleichen Schritt mit der Vergrößerung des ganzen Körpers halten, daher die fertigen Flügel ganz auffallend viel größer sind, als die Flügelstummel des vorletzten Stadiums, aus welchen sie bei der letzten Häutung unmittelbar hervorgehen. Die Brust gewinnt ihre definitive Gestaltung, der Hinterleib wird größer und der Kopf verhältnismäßig kleiner; die Anzahl der Antennenglieder nimmt zu und das Tier wird geschlechtsreif und fortpflanzungsfähig und bedient sich seiner Flügel nicht nur zum Fluge, sondern auch im Dienste der Arterhaltung, zum Anlocken des Weibchens durch die bekannten schrillenden Töne, die es durch Reiben einer gezähnten Leiste der Schenkel der Springbeine an vorspringenden Adern der pergamentartig derben Vorderflügel hervorruft, Laute, welche zu der charakteristischen Stimmung heißer Hochsommertage auf Feldern und Wiesen ungemein viel beitragen.

Der verhältnismäßig geringe Grad der Verschiedenheit, den wir hier zwischen Jugendform und Imago feststellen konnten, erklärt sich daraus, daß beide Alterszustände, abgesehen von der geschlechtlichen Betätigung dieselbe Lebensweise führen, mithin auch die gleichen Bedürfnisse haben, daher eine weitgehende Umgestaltung des jungen Tieres gar nicht erwartet werden kann und alle Zustände mit denselben Mitteln ihrer Umgebung angepaßt sein müssen. Da aber die Geschlechtsreife erst am Ende der Wachstumsperiode erreicht wird und mit ihr auch erst die Flügel zur vollen Entwicklung gelangen, um von dem Tier zum Flug und zum Musizieren verwendet zu werden, sehen wir schon eine Art-Arbeitsteilung angebahnt und zur weiteren strengeren Durchführung gleichsam vorbereitet: dem jungen Tiere fallen alle Funktionen vornehmlich zu, welche im Dienste der Erhaltung des Einzelwesens stehen, während die Geschlechtsfunktion ausschließlich an den nicht mehr wachsenden Endzustand des Tieres gebunden erscheint. Indem die Jugendform durch Erwerbung besonderer oder auffallende Umbildung schon vorhandener Organe nicht von dem ausgebildeten Insekt abweicht, stellt sich die Entwicklung nicht als eine Metamorphose dar, sondern als eine allmählich auf geradem Wege dem Endzustande zustrebende Ausbildung der schließlichen Körperproportionen und der endlichen Größe. —

An die Heuschrecken als Vertreter der Geradflügler (Orthopteren) mögen die Wanzen als Beispiel für das Fehlen einer Metamorphose angeschlossen werden. Auch hier führen die jungen Schnabelkerfe (Rhynchota) schon dieselbe Lebensweise, wie die erwachsenen Tiere, daher wir von vornherein keine wesentlichen Abweichungen zwischen beiden zu finden erwarten dürfen. Die vorhandenen Unterschiede sind in derselben Weise zu beurteilen, wie bei den Geradflüglern: die noch nicht voll entwickelte Jugendform, die man doch auf den ersten Blick schon als eine Wanze erkennt, ist vorwiegend durch negative Merkmale von der fertigen Wanze verschieden, noch nicht geschlechtsreif und nur mit Flügelstummeln angestattet; die Anzahl der Fußglieder ist geringer, als bei der Imago, dazu kommen Unterschiede in der Färbung, der Lage der Stinkdrüsen u. s. f.

Man darf den Fuß (Tarsus) mit seiner geringeren Gliederzahl und die Flügelanlagen ebensowenig wie die anfangs weniger-gliedrigen Fühler der Heuschrecken als rudimentär, d. h. als verkümmert bezeichnen, wie es fälschlich vielfach geschehen ist; denn diese Organe sind ganz und gar nicht verkümmert, sondern vielmehr in der Fortentwicklung begriffen und nur noch

nicht fertig. Wollte man solche Organanlagen aber als Verkümmerungen auffassen, so müßte man folgerichtig das Ei als ein verkümmertes Tier betrachten.

Den angeführten Verschiedenheiten stehen weitgehende Übereinstimmungen bei allen nachembryonalen Entwicklungszuständen der Wanzen gegenüber: Die Tast- und Sehorgane, welche als wichtige Sinnesapparate von dem jungen Tier schon so gut gebraucht werden, wie von dem erwachsenen, der Schnabel, mit dessen Hilfe während der ganzen Lebensdauer des Tieres flüssige organische Nahrung aufgesogen wird, und die Beine sind selbst bei der ganz jungen „Larve", welche das Ei soeben erst verlassen hat, schon wesentlich genau ebenso gebaut, wie bei dem geschlechtsreifen Tier. Diese Übereinstimmung kann so weit gehen, daß sogar die Artmerkmale schon in der ersten Jugend deutlich ausgeprägt sind, wenngleich dies nicht immer zutrifft. Wenn wir von den Geschlechtsorganen und den Flügeln absehen, so ist hier wie bei den Geradflüglern der Gesamthabitus im wesentlichen auf allen Stufen der freien Entwicklung der gleiche. Daß dies nicht für alle Schnabelkerfe zutrifft, werden uns noch die Zikaden lehren.

Es gibt unter den Insekten Formen, welche allgemein als die am ursprünglichsten (primitivsten) organisierten Angehörigen dieses reich verzweigten Stammes der Gliederfüßer (Arthropoden) angesehen werden, die Apterygoten. Allerdings sind neuerdings Zweifel an der Richtigkeit dieser Auffassung laut geworden. Diese fast durchweg kleinen Insekten, um welche es sich hier handelt, sind sämtlich ungeflügelt, und man nimmt an, daß sie nicht von geflügelten Vorfahren abstammen, also nicht erst nachträglich ihre Flugorgane verloren haben, sondern daß sie von ungeflügelten Ahnen abzuleiten seien. Hier ist nicht der Ort, auf das Für und Wider dieser Frage näher einzugehen; bemerkenswert für uns ist nur, daß auch diese Apterygoten, zu welchen der bekannte Zuckergast (Lepisma) gehört, der in Vorratsräumen bisweilen lästig wird, sowie jene sehr kleinen Springschwänze (Poduriden), deren Arten man an Komposthaufen, zwischen Moos, auf dem Spiegel ruhiger Gewässer und an anderen Orten ihre Springkünste ausführen sehen kann, keine Metamorphose durchmachen. Ihre Jugendformen können zum Teil nicht einmal als primäre Larven in dem früher erörterten Sinne angesehen werden, weil abgesehen von der Größe und der Geschlechtsreife keine negativen Merkmale vorhanden sind, also überhaupt keine eigentliche Entwicklung nur der Anlage nach vorhandener Organe stattfindet. Daher kann man diese Insekten als verwandlungslose oder Ametabola den Geradflüg-

lern, Wanzen usw. gegenüberstellen und alle Kerbtiere mit primären Larven als Epimorpha bezeichnen.

Daß die angeführte Tatsache des Mangels einer nachembryonalen Entwicklung allein nicht für die Auffassung ins Feld geführt werden kann, daß wir in den Apterygoten ursprüngliche Formen vor uns haben, lehren die hoch spezialisierten Wanzen, die doch keine Metamorphose durchmachen, obwohl sie sicher nicht als ursprünglich organisierte Insekten angesehen werden können. Überhaupt steht die Komplikation der Metamorphose nicht in näherem Zusammenhang mit der erreichten Entwicklungshöhe der Imago, sondern mit der abweichenden Gestaltung der Larve, wie wir noch sehen werden. Wo die Jugendform am meisten mit der erwachsenen übereinstimmt, handelt es sich um eine Entwicklungsbeschleunigung, welche eben schon im Ei die definitive Ausgestaltung des Tieres herbeiführt.

Wir sehen jedoch auch bei den Apterygoten, beispielsweise bei Machilis weitgehende Unterschiede zwischen der Jugendform und dem erwachsenen Tiere, die R. Heymons wie folgt beschrieben hat: „Die auffallenden Unterschiede kommen dadurch zustande, daß das junge Tier noch weit unvollkommener gebaut ist. Dem jungen Machilis im ersten Lebensstadium fehlt das Schuppenkleid, es fehlen die griffelartigen Fortsätze (Styli) an den Thoraxbeinen, es fehlen die lateralen Reihen der abdominalen ausstülpbaren (Kiemen-) Bläschen. Die vorderen und hinteren Körperanhänge, die Antennen und Cerci sind nicht nur absolut, sondern auch relativ wesentlich kürzer und setzen sich erst aus einer weit geringeren Anzahl von Gliedern zusammen. Die Folge der unfertigen Organisation ist, daß im Laufe der nachembryonalen Entwicklung noch ziemlich bedeutende Umwandlungen und Umgestaltungen eintreten, ehe die fertige Form erzielt ist."

Außer den angeführten, gibt es bekanntlich noch einige andere Insekten ohne Metamorphose, so die „Ohrwürmer" oder Forficuliden, Termiten, Pflanzen- und Tierläuse, von welch' letzteren die Kopflaus ihre ganze nachembryonale Entwicklung in nur 18 Tagen vollendet. Bei den Tierläusen, welche infolge ihrer schmarotzenden Lebensweise die Flügel verloren haben, bleiben dennoch negative Charaktere der Jugendform bestehen (geringere Gliederzahl der Fühler), daher man bei ihnen noch immer von primären Larven sprechen darf. Wo die Flügel fehlen, ist natürlich der Unterschied in der äußeren Erscheinung des jungen und erwachsenen Tieres noch viel geringer, als bei den geflügelten Insekten. Man wird daher bei flügellos gewordenen Arten unter Umständen auch von einem vollstän-

digen Fehlen einer Verwandlung sprechen dürfen, welches der Imago so ähnliche Jugendformen voraussetzt, daß selbst von einer primären Larve gar nicht mehr die Rede sein kann.

Die angeführten Beispiele sollten uns lehren, welcher Art die primären Larven im Vergleich mit den ausgewachsenen Formen der Insekten ohne Metamorphose sind. Die gewonnenen Merkmale für sie müssen wir festhalten, um aus dem Vergleich mit ihnen die echten [sekundären*) und tertiären**)] Larven ihrem Wesen nach erkennen zu können und herauszufinden, worauf in letzter Linie die Metamorphose eigentlich beruht.

Ferner lehrten uns diese Beispiele, daß die Insekten auf ihrem Entwicklungswege sich mehrfach häuten, eine Tatsache, die ja allgemein bekannt ist; welche Bedeutung jedoch die Erneuerung der Haut für diese Tiere habe, ist wohl kaum jedem vollkommen klar. Zunächst ist der Ausdruck Häutung schon einem Mißverstandenwerden ausgesetzt und kann zu der Vorstellung führen, die gesamte Körperhaut werde abgeworfen. Dies trifft aber keineswegs zu. Die Haut der Insekten besteht im wesentlichen aus zwei Schichten: einer inneren, welche sich aus lebenden Zellen aufbaut und nicht abgeworfen wird noch werden kann, weil sie neben anderen Aufgaben auch die hat, die äußere Schicht zu erneuern. Diese letztere ist also ein Produkt der lebenden Zellen und wird von ihnen in der Weise gebildet, daß die Oberfläche aller Hautzellen sich durch einen nicht näher bekannten chemischen Vorgang in einen organischen, festen Stoff umwandelt, welchen man als Chitin bezeichnet. Diese Schicht, welche dem Körper zum Schutz, den Muskeln zum festen Ansatz dient und somit das Skelett des Insektenkörpers bildet, ist tot, das heißt in ihr findet kein Stoffwechsel mehr statt und daher vermag sie auch nicht mehr zu wachsen und kann nur durch Bildung neuer Chitinschichten vonseiten der Hautzellen verdickt werden. Darin liegt die Notwendigkeit der Häutung begründet. Das aus dem Ei geschlüpfte Tier muß unter reichlicher Nahrungsaufnahme sehr stark wachsen, um seine schließliche normale Größe zu erreichen; daher wird ihm die alte Chitinhaut von Zeit zu Zeit zu eng, wenngleich sie bis zu einer gewissen Grenze dehnungsfähig ist, über welche hinaus sie jedoch der Vergrößerung des Körperumfanges nicht mehr zu folgen vermag. Der Häutungsvorgang besteht dann darin, daß die lebenden Hautzellen eine neue Chitinschicht zur Ausbildung

*) Larven zweiter Ordnung.
**) Larven dritter Ordnung.

bringen, von welcher sich die alte abhebt unter Zuhilfenahme einer Flüssigkeit, welche von besonderen Drüsen, den Häutungsdrüsen, geliefert wird, um schließlich als Ganzes abgestreift zu werden. Die hierdurch frei gewordene neue Chitinhaut erhärtet bald und nimmt ihre definitive Färbung an.

Das Wachstum ist nun aber zweifellos nicht die einzige Ursache, welche die Häutung notwendig macht; denn mit ihm geht eine Entwicklung, das heißt eine Um- und Neubildung Hand in Hand, welche in dem verschiedenen Aussehen desselben Tieres vor und nach der Häutung ihren Ausdruck findet. Das Chitin aber ist nicht mehr umbildungsfähig, es besitzt, weil ohne eigenes Leben, keine Plastizität mehr; wenn also überhaupt eine Umbildung der Haut und ihrer Anhänge stattfinden soll, so gibt es keinen anderen Weg, als daß eine neue Chitinschicht von anderer Gestaltung durch die lebenden Zellen aufgebaut wird. Wir sehen demnach jede Bauveränderung des Insektenkörpers notwendig an eine Häutung gebunden und es gibt mithin keine Entwicklung und keine Metamorphose ohne Häutung. Damit sehen wir den so einfach erscheinenden Häutungsvorgang schon in einem ganz anderen Lichte; und daß erwachsene Insekten, auch wenn sie sehr lange leben, sich nicht mehr häuten, wird aus dem Gesagten von selbst verständlich: Wo die Entwicklung und das Wachstum zum Abschluß gekommen sind, fallen auch die Ursachen für die Erneuerung der Haut fort.

Wir hatten gesehen, daß die Jugendformen der Geradflügler, Schnabelkerfe u. s. f. sich niemals wesentlich von den erwachsenen Tieren unterscheiden, daher es streng genommen nicht als berechtigt anerkannt werden kann, sie als Larven zu bezeichnen. Soll aber trotzdem nach altem eingebürgertem Brauch dieser Name auch für sie beibehalten werden, so ist es doch unbedingt erforderlich, sie von den anderen Larvenformen, mit welchen wir uns im folgenden beschäftigen wollen, auch durch die Bezeichnung zu unterscheiden. Ich werde für sie im Verlaufe dieser Abhandlung den Namen primäre Larven beibehalten, weil der Ausdruck „Jugendformen", den wir auch auf die echten Larven anwenden können, zu Mißdeutungen führen kann. Im Gegensatz zu den primären Larven stehen zunächst die sekundären; wie sie sich von jenen unterscheiden, wie sie in ihrer Eigenart entstanden sind und bei welchen Insekten wir ihnen begegnen, soll uns jetzt beschäftigen.

Die primären Larven gehen von dem Augenblick ab, in welchem sie das Ei verlassen haben, auf direktem Wege ihrem Endziel entgegen, daher ihre nachembryonale Entwicklung

wesentlich Wachstum und Ausbildung solcher Organe umfaßt, welche auch das erwachsene Tier besitzt. Wie verhalten sich nun in ihrer äußeren Gestalt, und in ihrer Entwicklung die sekundären Larven, einmal zu den primären, ferner zu ihren erwachsenen Zuständen und schließlich zu der dritten Larvenform, die wir weiterhin noch werden unterscheiden müssen?

Die sekundären Larven verlassen den direkten Entwicklungsweg, welcher sie der Imaginalform entgegenführt, indem sie andere Organe zur Ausbildung bringen, als von der Imago erworben sein können; Organe, welche bei dem Übergang zu der geschlechtsreifen Endform wieder zurückgebildet werden oder ganz verloren gehen. Wir werden versuchen müssen, uns an der Hand von Beispielen dies recht auffallende Verhalten zu erklären. Dabei werden wir diese Larvenorgane mit Rücksicht auf ihr Fehlen bei der am Endziel ihrer Entwicklung stehenden Imago als vorläufige oder provisorische bezeichnen dürfen.

Werfen wir einen Blick auf die nachembryonale Entwicklung der Zikaden, so sehen wir, daß hier schon ein recht auffallender Unterschied zwischen der Jugendform und der Imago besteht. Es wurde an anderer Stelle bereits darauf hingewiesen, daß es unter den Schnabelkerfen (Rhynchoten) einige gibt, welche nachträglich umgebildete Jugendformen besitzen, die wir als sekundäre Larven bezeichnen müssen. Prüfen wir daraufhin die Zikaden näher, so finden wir erstens, daß die Larve sich nicht mehr mit jeder Häutung gleichmäßig der Imago annähert, daß also der Entwicklungsprozeß kein kontinuierlicher mehr ist, sondern im Interesse der längeren Erhaltung eines bestimmten, mit Rücksicht auf die an ihn gestellten Anforderungen fertigen Zustandes als solcher unterbrochen wird. Mit anderen Worten: die langlebige Larve, welche bei Cicada septemdecim 17 Jahre als solche existiert, wächst nur langsam heran, ohne sich gleichzeitig auch in ihrer Gesamtorganisation der Imaginalform zu nähern und dieser mit jeder Häutung ähnlicher zu werden. Erst das letzte Stadium, aus welchem unmittelbar die Imago hervorgeht, besitzt ziemlich große Flügelanlagen und stellt eine Zwischenstufe zwischen den ihr vorhergehenden Larvenstadien und dem erwachsenen Tier dar. Man pflegt diesen Zustand als Nymphe zu bezeichnen. Inwiefern diese als stammesgeschichtliche Vorstufe der echten Puppe anzusehen sei, werden wir weiterhin noch zu prüfen haben.

Zweitens finden wir, daß die Larve eine Organisation besitzt, welche sie sich wahrscheinlich erst nachträglich erworben hat; denn sie ist ein grabendes Tier, welches an Wurzeln saugt. — Aber warum sollen denn die Vorfahren unserer Zi-

kaden nicht auch schon grabende Insekten gewesen sein, warum soll man nicht annehmen, daß nur die Larven diese grabende Lebensführung beibehalten haben und darum ursprünglicher organisiert seien, als die Imagines, welche nachträglich erst zu einer anderen Lebensweise übergingen?

Lassen wir diese Annahme gelten, so müßte erklärt werden, woher denn die erwachsenen Zikaden plötzlich ihre Flügel bekommen hätten. Ein unterirdisch lebendes Tier kann niemals Flügel erwerben; daher müssen die Vorfahren der Zikaden wie aller geflügelten Insekten oberirdisch gelebt haben. Man könnte aber wohl annehmen, daß die Vorfahren der Zikaden auch im erwachsenen Zustande unterirdisch gelebt haben und nur etwa zur Begattung an die Oberfläche gekommen seien, wie z. B. die Maulwurfsgrillen; daß dann aber nachträglich die Imagines wieder zu einer rein oberirdischen Lebensweise zurückkehrten und so die Organisation des grabenden Tieres verloren, während die Larve sie behielt. Wenn auch diese Annahme möglich erscheint, so sind wir doch durch nichts zu ihr gezwungen. Einfacher und daher auch mehr befriedigend und zudem besser mit allem übereinstimmend, was wir über nachträgliche Umformungen der Jugendformen wissen, bleibt doch die Auffassung, welche sich auf den Standpunkt stellt, daß nur die Larven zu grabenden Insekten wurden, während es die geschlechtsreifen Tiere niemals waren. Unter beiden Voraussetzungen aber sind die Vorfahren der Zikaden keine Erdbewohner gewesen, so wenig wie die Ahnen der Maulwurfsgrille, sonst könnten sie keine Flügel haben. Sind aber die Flügel unter Bedingungen erworben, unter welchen Grabfüße nicht erworben werden konnten, so konnten doch sehr wohl Grabfüße erworben werden, obwohl schon Flügel vorhanden waren, wie wir es für die Maulwurfsgrille ohne entgegenstehende Bedenken annehmen dürfen. Die jüngsten Zikaden besaßen aber die Flügel entweder noch gar nicht oder nur der Anlage nach. Wenn nun die Flügelentwicklung während der ganzen Larvenperiode zurückgehalten wurde, so versteht sich dies anscheinend sehr wohl aus der Tatsache, daß größere Flügelanlagen für die Bewegung in der Erde recht lästig sein müssen. Aber bei eingehenderem Nachdenken reicht diese Ursache zur Erklärung des Flügelmangels doch nicht aus; denn die Maulwurfsgrille vermag sich trotz ihrer freilich sehr zweckmäßig gestalteten Flügel gewiß schnell und geschickt genug durch die Erde zu wühlen; also dürfte das vollkommene Fehlen der Flügel auf andere Ursachen zurückzuführen sein. Wir wissen, daß die Zikadenlarve sehr lange als solche lebt; während dieser

Zeit soll sie bis 30 Häutungen durchmachen. Diese im Vergleich mit anderen Insekten außerordentlich große Anzahl der Häutungen kann weder durch das Wachstum, noch durch die Umbildung der Larve bedingt sein, denn letztere findet nicht oder nur in ganz untergeordnetem Maße statt und das Wachstum schreitet sehr langsam fort. Daher wird man vermuten dürfen, daß die unterirdische Lebensweise bei ihrer langen Dauer Anforderungen an das Hautchitin stellt, welchen dieses immer nur eine bestimmte Zeit hindurch gewachsen bleibt. Die reibende Wirkung der Erdteilchen, die Feuchtigkeit und vielleicht noch andere Einflüsse zerstören das Chitin und machen es nötig, daß ein oft wiederholter Ersatz eintritt, oder das Chitin ist, um den mechanischen Anforderungen des unterirdischen Lebens zu genügen, so hart, daß es nur eine sehr geringe Dehnungsfähigkeit besitzt und schon bei einer verhältnismäßig geringen Größenzunahme des ganzen Tieres gesprengt und ersetzt werden muß. Jeder Ersatz der Chitinschicht aber bedeutet einen erheblichen Verlust an Baumaterial für den Körper, zumal auch die Auskleidung der Tracheen, des Vorder- und Enddarms neugebildet werden müssen, und dieser Verlust wurde wenigstens etwas herabgesetzt, wenn die Flügelanlagen zum Fortfall kamen, die ja sonst mitgehäutet werden müßten. Darin also dürfte die Ursache für das gänzliche Fehlen der Flügel bei den Zikadenlarven zu suchen sein.

Ferner begreifen wir, daß zwischen den flügellosen Larvenzustand und die geflügelte Imago ein Stadium eingeschoben liegt, welches schon Flügelstummel besitzt; denn diese erst gewähren der lebenden Flügelhaut genügenden Raum, um die imaginalen Flügel, welche eine recht ansehnliche Größe haben, zur Ausbildung zu bringen. So wird denn hier von den bei den primären Larven auftretenden mit Flügelstummeln ausgestatteten Stadien nur noch ein einziges als unentbehrlich für die definitive Ausbildung der Flügel beibehalten, die sogenannte Nymphe.

So gut wie der erwachsene, fertige Zustand sich anpassen und bedürfnismäßig verändern kann, ist auch der jugendliche schon dazu imstande. Jedenfalls sehen wir gerade bei den Insekten, keineswegs jedoch bei diesen allein, die Jugendformen sich ganz anderen Bedingungen anpassen und sich erheblich verändern, ohne daß die Gestaltung des erwachsenen Tieres hierdurch beeinflußt wird. So sahen wir auch die Zikadenlarve ihren eigenen Entwicklungsweg gehen, jedoch noch nicht so weit von ihrem Endziel abirren, daß sie nicht im ganzen der Imago noch ähnlich bliebe; denn wenigstens die saugende Ernährungs-

weise hat sie mit dieser gemeinsam. Immerhin ist aber ganz unverkennbar, daß wir schon eine echte, nachträglich stark veränderte Larve vor uns haben, deren Vorderbeine namentlich ganz auffallend provisorisch organisiert sind. Diese starken Grabschaufeln treffen wir auch bei der Nymphe noch, da sie ihrer bedarf, um sich an die Oberfläche emporzuarbeiten, während sie der Imago fehlen.

Wir wissen nicht, was die Jugendform der Zikaden, als sie noch den Habitus der primären Larve hatte, und sich wie die Imago ernährte, den Wurzeln den Vorzug zu geben veranlaßt hat; wir wissen nur, daß sie, um sich diese Nahrungsquelle zugänglich zu machen, mit den zu Grabwerkzeugen umgebildeten Vorderbeinen ein zweckdienliches Mittel erwarben; dabei wird man mit der Annahme kaum fehlgreifen, daß die Vorderbeine schon zum Graben benutzt wurden, als sie noch ihre ursprüngliche hierzu weniger geeignete Gestalt besaßen, die dann erst allmählich in ihre jetzige Form überging.

Haben wir uns somit davon überzeugt, daß die Zikaden echte Larven besitzen, deren provisorische Organisation erst dann verloren geht, wenn während der letzten Häutung die definitive oder imaginale Gestalt angenommen wird, so werden wir diesen Tieren auch eine Metamorphose zuerkennen müssen, d. h. eine Verwandlung, die eben nicht mehr allein auf die allmähliche Ausbildung des Endzustandes hinstrebt, sondern noch nebenbei einer speziellen Anpassung und abweichenden Gestaltung der Jugendform, welche damit zur echten Larve wird, Raum gibt. —

In höherem Grade, als die Zikadenlarve finden wir schon die Jugendformen der gleichflügligen Libellen (Agrioniden) von der Imago abweichend gestaltet. Wie dort der Übergang des unausgebildeten Tieres zum unterirdischen Leben seinen Einfluß auf dessen Körperbau geltend gemacht hat, konnte auch bei den Libellenlarven, die ins Wasser gegangen sind, eine entsprechende Anpassung nicht ausbleiben; denn Lufttiere sind zum Wasserleben nicht ohne weiteres befähigt. Im allgemeinen aber stimmen auch hier die Jugendformen mit dem erwachsenen Tier noch wesentlich überein und besitzen schon alle Organe, welche diesem eigen sind, wenigstens der Anlage nach. Diese Übereinstimmung wird dadurch verständlich, daß hier Larve und Imago räuberisch leben. Immerhin stellt aber doch der Raub fliegender Insekten andere Anforderungen, als der Fang von Wassertieren, woraus sich weiterhin zu erörternde Unterschiede ergeben.

Wir finden den Kopf der älteren Larve (Fig. 2) mit großen Facettenaugen ausgestattet und in derselben querverbreiterten

Form, welche für diese Insektenordnung charakteristisch ist. An dem zweiten und dritten Brustabschnitt sind schon die Flügel, wenngleich noch in funktionsunfähiger Kleinheit als sogenannte Flügelstummel vorhanden. Diese übrigens als verkümmerte oder rückgebildete Flugorgane zu bezeichnen, wäre ebenso verfehlt,

Abb. 2. Larve einer Wasserjungfer (Agrion puella L.)
Originalzeichnung von C. Baworowski-München.

wie der vielfach angewendete Ausdruck „Flügelscheiden"; denn nennt man die alte abgeworfene Flügelhaut, d. h. deren chitinöse Decke, Scheide, so muß man konsequent auch die ganze Chitinhaut des Körpers als „Körperscheide" bezeichnen. — Ferner trägt die Brust schon drei wohlentwickelte Beinpaare, die sich nicht sehr erheblich von den Beinen des erwachsenen Insekts

unterscheiden, und das langgestreckte Abdomen (Hinterleib) ist nur wenig kürzer als bei der Libelle.

Nicht so ähnlich wie die erwachsene ist die junge Larve der Imago; und sofern diese noch in unvollkommenerem Zustande das Ei verlassende Jugendform allmählich im Anschluß an die Häutungen die imaginale Organisation erlangt, unterscheidet sie sich von den primären Larven der Orthopteren u. a. nicht. Das anfangs noch nicht facettierte Auge wird es erst später, die nur aus drei Gliedern gebildete Antenne erhält erst im Laufe der weiteren nachembryonalen Entwicklung 7 Glieder; die Flügel fehlen zuerst ganz und wachsen langsam mit den Häutungen, wobei sie übrigens hier so wenig gleichen Schritt mit dem Wachstum des ganzen Körpers halten, wie bei den primären Larven; und im Zusammenhang hiermit erfährt der Träger der Flugorgane, der Thorax (Brust) seine kräftige und definitive Ausbildung erst bei dem Übergang in die Imaginalform.

Was demgegenüber die im ganzen der Imago noch sehr ähnliche Jugendform zur echten Larve stempelt, sind die provisorischen Organe, welche die Larve unabhängig von der Imago in Anpassung an das Wasserleben erwarb. In erster Linie mußte die Atmung durch das Leben im Wasser beeinflußt werden. Um ein zutreffendes Urteil zu gewinnen, werden wir erst einmal die Frage entscheiden müssen, ob die Libellen von Wassertieren abstammen; in diesem Falle hätten dann die Larven ihre Kiemen von ihren Vorfahren ererbt und die Imagines sie nachträglich erst verloren, indem sie Lufttiere wurden. Sind dagegen die Libellenahnen schon Lufttiere gewesen, so sind die Kiemen der Larven Neuerwerbungen, später erst erworbene Anpassungen an das Wasserleben, welche natürlich in der Regel der in der Luft lebenden Form fehlen werden und von ihr unmöglich erworben sein können.

Der Beweis, daß die Vorfahren der Libellen und ihre Jugendstadien auf dem Lande gelebt haben, ist leicht zu führen. Die erwachsenen Tiere besitzen ausgezeichnet ausgebildete große Flügel, Anhänge des Körpers, welche ein im Wasser lebender Organismus sich in dieser Form niemals hätte erwerben können, weil für ihn die häutigen Flugorgane nicht nur zwecklos, sondern geradezu hinderlich sein müssen. Diese Flügel besitzt auch die Larve, aber nur der Anlage nach, d. h. so verkürzt, daß sie für das Tier zwar nutzlos aber auch nicht hinderlich sind. — Ferner atmen die Libellenlarven durch Tracheen, jene röhrenförmigen, verzweigten Einstülpungen der Haut in das Körperinnere, welche durch ihre Einstülpungsöffnung, die rechts und

links an den meisten Segmenten bestehen bleibt, in offener Verbindung mit der Luft der Umgebung zu stehen pflegen und als Spirakula, Stigmata oder Luftlöcher bekannt sind. Alle Tiere aber, welche wie die Insekten, Tausendfüßer und Spinnentiere durch Tracheen atmen, sind Luftatmer, d. h. sie nehmen Luft in ihre Atemröhren auf, auch dann, wenn sie untergetaucht im Wasser leben. Niemals wird das Tracheensystem mit Wasser gefüllt, erweist sich also zur Wasseratmung als ganz ungeeignet und kann daher auch nicht von Wassertieren erworben worden sein. Somit sind also auch die Libellenlarven, weil sie ein Tracheensystem besitzen, ursprünglich Lufttiere, ihre Kiemen haben sie erst nachträglich bei dem Übergang vom Lande ins Wasser erworben; doch sind damit die Tracheen keineswegs funktionslos geworden, sondern Atmungsorgane geblieben; nur wird die Luft nicht mehr durch Vermittelung von Hautausstülpungen aufgenommen, welche bei den Agrioniden larven am Hinterleibsende ausgebildet wurden und in Gestalt dreier blattförmiger Anhänge bei der Betrachtung der Larve auf den ersten Blick als provisorische Organe auffallen, welche man am Leibesende der erwachsenen Libelle vergebens sucht. Um nicht, wie viele andere Wasserinsekten, zur Atmung an die Oberfläche steigen und hier die Tracheen mit Luft füllen zu müssen, haben diese Tiere den Ausweg der Kiemenbildung gewählt. In die „Schwanzanhänge" ragen die Zweige der Tracheen hinein und werden mit der dem Wasser direkt entnommenen Atemluft gefüllt, daher man in diesem Falle mit Recht von Tracheenkiemen spricht.

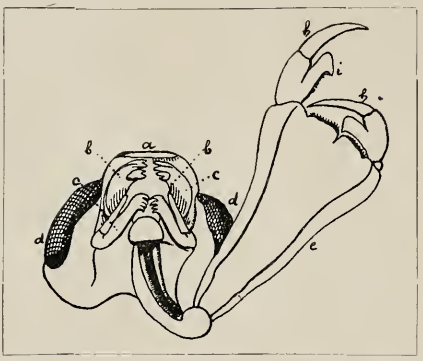

Abb. 3. Mundwerkzeuge einer Libellenlarve (Anax formosus).
Schwache Vergrößerung, nach Dufour.
a = Oberlippe, b = Oberkiefer, c = Unterkiefer, d = Facettenaugen, e = erstes Glied der Unterlippe, h und i = die beiden Hakenpaare am Ende der Unterlippe.

Die Larve lebt räuberisch, wie das erwachsene Tier. Beide besitzen wohlentwickelte Augen, um ihre Beute zu sehen; aber die Libelle hat die Flügel vor der Larve voraus, welche sie instand setzen, sich reichlich lebende Nahrung zu erjagen. So erscheint die Jugendform, die doch, um zu wachsen, ganz besonders viel fressen muß, im Kampfe ums Dasein schlecht ge-

stellt. Aber die Natur hat ausgleichend gearbeitet, indem die Larven sich ein Fangorgan erwarben, das ihnen die Flügel ersetzt. Zu diesem Fangapparat wird die Unterlippe, welche auch bei der Imago gut entwickelt ist und die Beutetiere im Fluge ergreift. Hervorgegangen aus dem zweiten Paar der Maxillen, also aus dem dritten Kieferpaar, endet sie mit kräftigen Fangklauen (Fig. 3) und liegt in der Ruhe zusammengeklappt an der unteren Kopfwand, um bei dem Fang der Beute plötzlich vorgeschnellt zu werden. Im Zusammenhang mit der Ausbildung der Unterlippe zu diesem sehr beweglichen und leistungsfähigen Fangorgan steht die Tatsache, daß der Kopf der Larve mit dem ersten Brustsegment fest verbunden ist und sich nicht durch einen stielartig dünnen Halsabschnitt so leicht beweglich von ihm absetzt, wie bei der Imago. Während die Libelle, welche ihre Beute fliegend mit der Unterlippe ergreift, der Beweglichkeit des ganzen Kopfes durchaus bedarf, weil die Unterlippe feststeht, würde diese Beweglichkeit des Kopfes für die Larve ganz unzweckmäßig sein; denn bei ihr besitzt die Unterlippe selbst die erforderliche Beweglichkeit und würde durch einen wackeligen Kopf in ihrer Leistungsfähigkeit in keiner Weise unterstützt werden können; vielmehr bedarf sie eines stabilen Ansatzes als fester Basis für die Unterlippe, daher denn der Kopf der Brust fest aufsitzt.

Wir haben gesehen, daß die Libellenlarven sich ihrer Umgebung ebenso gut anzupassen gewußt haben, wie die erwachsenen Tiere, indem sie die ererbten Organe in zweckmäßiger Weise umbildeten (Unterlippe) oder Neubildungen (Kiemen) mit den vorhandenen Organen (Tracheen) kombinierten. Daß aber die Natur nicht nach einem Schema arbeitet, lehrt schon ein vergleichender Blick auf diejenigen Libellenlarven, deren Imagines ungleiche Vorder- und Hinterflügel besitzen, die Libelluliden und Äschniden. Zwar sehen wir auch bei diesen zum Zeichen ihrer nahen Verwandtschaft mit den Agrioniden die Unterlippe als Fangorgan ausgebildet, aber Tracheenkiemen suchen wir an ihrem kurzen und breiten Körper vergebens, der überhaupt in seiner gesamten Gestaltung (Fig. 4) sich in viel höherem Grade von der Imaginalform unterscheidet, als es bei den Agrioniden der Fall ist. Wie atmen aber diese Larven, da ihre Luftlöcher ebenfalls geschlossen sind und die feste Chitinhaut zum Gasaustausch ganz ungeeignet ist? Hier hat die Natur einen ganz anderen Weg eingeschlagen, indem sie den Ort des Gasaustausches in den Darm verlegte.

Die äußeren Kiemenanhänge fehlen diesen Larven vollständig. Wenn man sich jedoch die Mühe macht, ein größeres

Tier zu präparieren und den Darm freizulegen, um ihn mikroskopisch zu untersuchen, so findet man ihn in seinem hinteren Abschnitt zu einem sehr leistungsfähigen Atmungsorgane umgebildet. Nimmt man eine Larve aus dem Wasser, so wird man

Abb. 4. Larve von Aeschna mit den Flügelrudimenten.
Originalzeichnung von C. Winkler-München.

in der Regel bemerken, daß sie einen kräftigen Wasserstrahl aus der Afteröffnung ausspritzt. Dieses Strahles bedient sich das Tier zur Flucht unter Wasser und schießt durch den Rückstoß eine Strecke weit vorwärts. Da sie sich seiner zu dem angegebenen Zweck zu bedienen pflegt, werden wir uns nicht darüber wundern

dürfen, daß sie ihn, von unseren Fingern ergriffen, auch außerhalb des Wassers von sich gibt; denn sie hat die Erfahrung, daß er unter den natürlichen Bedingungen immer dahin wirkt, sie aus dem Bereich der Gefahr zu befördern. Daß dies außerhalb des Wassers nun nicht mehr zutrifft, ist eine Erfahrung, welche das Tier gar nicht machen konnte, weil es erst im erwachsenen Zustande das Wasser verläßt. Aus der Beobachtung des Wasserstrahles kommen wir zu dem Schluß, welchen die eingehende Untersuchung auch bestätigt, daß die Larve einen Enddarm besitzt, welchen sie durch Muskeltätigkeit mit Wasser füllen und wieder entleeren kann. Damit existiert also eine im Inneren des Körpers (im Mastdarm) gelegene Fläche, welche beständig mit frischem Wasser gebadet werden kann und dadurch sehr geeignet wird, zur Atmung zu dienen. Um diese Fläche zur Steigerung der Sauerstoffaufnahme zu vergrößern, treten sechs Doppelreihen kleiner Blättchen oder Wärzchen auf, in welche zarte Tracheenzweige hineinragen und den dem Wasser entnommenen Sauerstoff in alle Teile des Körpers weiterleiten. Die abgegebene Kohlensäure fließt mit dem langsam ausgestoßenen Atemwasser durch den After ab. Der Enddarm wirkt also wie eine Saug- und Druckpumpe; und wie wir bei den lungenatmenden Tieren in mannigfacher Weise eine Vergrößerung der Atmungsfläche herbeigeführt sehen, so treffen wir auch hier Hervorragungen der Darmwand, welche in den Darmhohlraum hineinhängend rings vom Wasser umspült werden. Man könnte einwerfen, daß diese inneren „Kiemen" bei ihrer Kleinheit doch kaum von nennenswertem Nutzen für die Oberflächenvergrößerung sein dürften. Dagegen bedenke man jedoch, wie sich der Nutzen der Einzelkiemen summiert, wenn ihre Anzahl über 24000 steigt, wie es hier tatsächlich der Fall ist. — Der Vollständigkeit wegen sei übrigens noch erwähnt, daß auch bei den Agrioniden, z. B. bei der Larve, der schönen im männlichen Geschlecht blauflügligen Calopteryx, Darmatmung neben den äußeren Tracheenkiemen vorkommt.

In diesen Atmungsvorrichtungen haben wir ganz unzweifelhaft Anpassungen an das Wasserleben vor uns, welche als provisorische, funktionsfähige Larvenorgane nur der Jugendform eigen sind, der Imago dagegen fehlen. Wie nun bei der Verwandlung im Anschluß an die letzte Häutung die Larve ihre unvollkommenen Organe zu den vollkommenen der Imago umbildet, so tritt hier im Gegensatz zu den Insekten mit primären Larven noch eine Komplikation dadurch hinzu, daß im Anschluß an ebendieselbe letzte Häutung die Libelle von einem Wassertier zu einem Landbewohner wird und daher auch derjenigen Organe sich entledigen

muß (soweit sie wenigstens als äußere Anhänge hinderlich werden) von welchen sie nur im Wasser Gebrauch machen kann. Die provisorischen Larvenorgane haben ausgedient und werden abgeworfen, wenigstens gilt dies für die äußeren Tracheenkiemen unserer einheimischen Arten, während die Darmkiemen der Äschna-Larven sich erhalten, ohne doch bei der Imago noch zur Atmung zu dienen. Darin haben wir den interessanten Fall vor uns, daß von der Jugendform erworbene Organe auf die Imago nachträglich übergehen, die Imago also Organe erhält, welche sie selbst niemals erworben hat, noch als Lufttier erwerben konnte. Wenn sie bei der Häutung nicht entfernt werden, so dürfen wir annehmen, daß sie dem fertigen Tier weder hinderlich noch schädlich sind, wenn sie ihm auch nichts mehr nützen. — Ferner wird in allen Fällen die provisorisch gestaltete und in dieser Form für die Imago unbrauchbare Unterlippe der Larve während der letzten Häutung umgebildet.

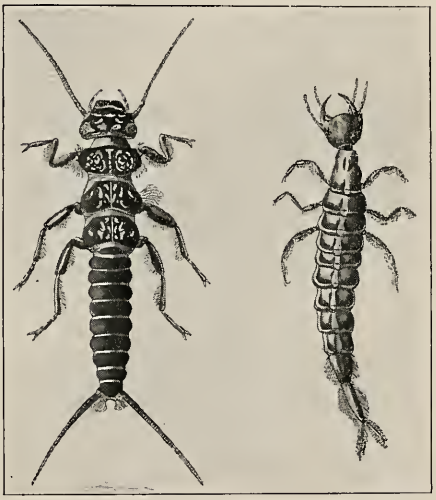

Abb. 5. Larven von Perla bipunctata (links) und des Gelbrandschwimmkäfers (Dytiscus).
Schwach vergrößert. Nach Miall.

Eine ganz ähnliche Form der unvollständigen Verwandlung begegnet uns bei manchen Plecopteren, die unter dem Namen der Perliden oder Afterfrühlingsfliegen in Gebirgsgegenden ganz allgemein bekannt sein dürften, und deren Larven (Fig. 5) man vorwiegend in Gebirgsbächen findet. Als sekundäre Larven erweisen sich die Jugendformen der Plecopteren dadurch, daß sie ihre Anpassung an das Wasserleben an dem Besitz von Tracheenkiemen erkennen lassen, welche hier der Brust angehören, übrigens aber nur einer beschränkten Anzahl von Arten zukommen. Wir begreifen, warum es nur die größeren Arten sind, welche der Kiemenanhänge zur Atmung bedürfen; denn bei ihrer Größe muß die Körperhaut, an welche sich ja die Muskeln ansetzen, eine gewisse Festigkeit besitzen, ihr Chitin muß eine bestimmte Dicke

haben, und kann nicht zart genug bleiben, um den Gasaustausch an der ganzen Körperoberfläche zuzulassen; dazu kommt noch, daß bei ihrer Größe das Verhältnis der Oberfläche zum Inhalt des Körpers ein für die Hautatmung wesentlich ungünstigeres ist, als bei den kleinen Arten, weil ja die Oberfläche im Quadrat, der Inhalt dagegen im Cubus wächst. Bei den kleineren Formen aber kann auch die Chitinschicht schon sehr dünn sein, ohne daß ihr unbedingt erforderlicher Festigkeitsgrad unterschritten würde. Damit aber wird die Haut zur Übernahme des Gasaustausches, einer Funktion, welche ja allgemein der Haut der Tiere ursprünglich eigen ist, wieder fähig und daher unterbleibt hier die Ausbildung besonderer atmender Hautorgane, als welche sowohl die offenen Tracheen (Hauteinstülpungen) als auch die Kiemen (Hautausstülpungen) ihrer Entstehung nach anzusehen sind. Fallen aber die provisorischen Organe, in unserem Falle die Tracheenkiemen, fort und ist die Jugendform auch sonst nicht provisorisch organisiert, so kann sie nicht mehr als sekundäre Larve bezeichnet werden, sondern fällt ganz unter den Begriff der primären Larve, welche aus ihrem anfangs unvollkommneren Zustande schrittweise bei jeder Häutung zu der Imaginalform wird, also keine Metamorphose durchmacht. Die Plecopteren sind also teils epimorph (primäre Larven) teils unvollkommen metamorph (sekundäre Larven).

Die schrittweise fortschreitende direkte Entwicklung sehen wir unter den sekundären Larven deshalb ganz besonders schön bei den Eintagsfliegen oder Ephemeriden (Fig. 6), weil hier sehr viele Stadien je einem kleinen Schritt der Fortentwicklung entsprechen; denn die Eintagsfliegen bestehen unter allen geflügelten Insekten die meisten Häutungen, nämlich bis 22! Schon hierdurch erweisen sie sich als recht ursprüngliche Insekten und wir werden annehmen dürfen, daß sie uns noch in der reinsten Form ohne jede bei den Insekten in der Regel eintretende Entwicklungskürzung den Weg veranschaulichen, auf welchem ursprünglich alle Insekten in ihrer nachembryonalen Lebensperiode von dem unentwickelten Zustande zu der Imaginalform gelangten. So sehen wir bei dem jungen Cloëon dipterum, einer sehr häufigen zweiflügligen Art anfangs die Brustsegmente noch im Wesentlichen ebenso gestaltet, wie die des Hinterleibes. Die Fühler sind kurz und die einfachen Punktaugen jederseits in der Fünfzahl entwickelt, während die zusammengesetzten Augen noch fehlen. Am Hinterleib finden wir nur erst zwei Schwanzfäden und von den später auftretenden Tracheenkiemen fehlt noch jede Spur. In dieser Gestalt haben wir also fast noch eine primäre Larve vor uns, welche indessen

durch den Verschluß der Luftlöcher und die Hautatmung sowie durch die Bewimperung der Schwanzfäden, welche beim Schwimmen unterstützend wirkt, schon etwas umgeformt und dem Wasserleben angepaßt erscheint. Die Flügel fehlen noch vollständig. Die ersten, noch einfachen Tracheenkiemen erscheinen erst nach der zweiten Häutung in Gestalt von fünf Blättchen jederseits am 2. bis 6. Hinterleibsring und vermehren sich um zwei im Anschluß an die folgenden Häutungen. Nun nimmt auch die Brust allmählich eine andere Form an als die Hinterleibssegmente und am Kopf vergrößert sich jederseits ein Auge, aus welchem das zusammengesetzte Sehorgan des fertigen Tieres nach und nach hervorgeht. Am Ende des Hinterleibes tritt die erste Anlage des mittleren Schwanzfadens hervor und wächst wie die seitlichen und die beiden Fühler unter Vermehrung der Anzahl ihrer Glieder langsam und immer im Anschluß an die Häutungen heran. Die Tracheenkiemen verdoppeln sich mit Ausnahme der ersten. Sehr lange wird die Entwicklung der Flügel zurückgehalten; das Tier hat Zeit, weil ihm seine zahlreichen Erneuerungen der Chitinhaut hinreichend Gelegenheit geben, sie zur Ausbildung zu bringen und es im Wasser ihrer noch nicht bedarf. Erst im 9. Stadium beginnen nach La Baume, dem wir eine sorgfältige und interessante Untersuchung der Ephemeridenmetamorphose verdanken und dessen Bericht die hier gegebenen Daten entnommen sind, die Flügelanlagen als sehr kleine Ausstülpungen am Hinterrande des zweiten und dritten Brustsegmentes sichtbar zu werden, um sich dann ständig zu vergrößern, aber auch hier zunächst noch wie bei den bisher besprochenen Insekten ohne mit der Zunahme der Körpergröße gleichen Schritt zu halten. Die Hinterflügel stellen bald ihre Weiterentwicklung ein, weil wir in C. dipterum, wie der Name sagt, eine nur mit zwei (Vorder-)Flügeln ausgestattete Form vor uns haben. Hand in Hand mit diesen fortschreitenden Entwicklungsvorgängen bilden sich auch die Geschlechtsorgane aus und die Verschiedenheit zwischen dem männlichen und weiblichen Tier wird im 19. Larvenstadium schon äußerlich sichtbar.

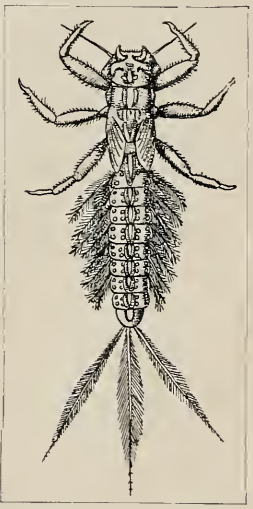

Abb. 6. Larve einer Eintagsfliege (Potamanthus luteus). Nach Eaton. Schwach vergrößert.

Würde diese fortschreitende Entwicklung in der angegebenen Weise weitergehen, so würden auch die larvalen Organe auf die Imago übertragen werden müssen. Eine eigentliche Metamorphose läge dann natürlich nicht vor. Die Ausbildung der Imago erfolgt aber nicht durch einen weiterbildenden Prozeß allein, sondern kennzeichnet sich dadurch als Metamorphose, daß durch einen rückschreitenden, entfernenden Vorgang die larvale Organisation zum Fortfall gebracht wird, indem die Tracheenkiemen ganz und gar mit der letzten Larvenhaut abgeworfen werden und sich nicht wie bei den jüngeren Larven mit dem ganzen Körper mithäuten, d. h. nur ihr Chitin abwerfen und erneuern.

Nun haben aber die Ephemeriden noch eine besondere Eigentümlichkeit vor allen anderen Insekten voraus: sie häuten sich noch in einem schon flugfähigen Stadium, welches als Subimago bezeichnet wird und der Imago vorausgeht. Da schon diese Subimago die larvale Organisation nicht mehr besitzt, ist sie ein zweites (sich aber noch einmal häutendes) Imaginalstadium, kein letztes Larvenstadium. Bei allen sekundären Larven sahen wir bisher den Übergang von der Larve zur Imago nur an eine einzige Hauterneuerung geknüpft, das letzte der Imago vorausgehende Stadium war eine echte Larve. Bei den Eintagsfliegen aber ist die Metamorphose an zwei Häutungen geknüpft, das vorletzte Stadium ist schon keine Larve mehr, sondern eine Imago mit zum Fluge brauchbaren großen Flügeln.

Stellen wir uns vor, daß bei den ältesten Insekten unter zahlreichen Häutungen zunächst die Flügel in ihrer Entwicklung gleichen Schritt mit dem Wachstum des ganzen Körpers hielten, so müssen bei ganz allmählicher Annäherung an die Imaginalform vor dieser schon Stadien mit großen Flügeln existiert haben. Diese geflügelten und auch wohl in den letzten Stadien schon flugfähigen Jugendzustände fielen allmählich aus, indem im Interesse der Materialersparnis die Flügel in der Entwicklung immer mehr zurückgehalten wurden, und nur bei den Ephemeriden mit ihren sehr zahlreichen Häutungen erhielt sich noch ein flugfähiges Stadium vor der Imago. Da diese Subimago bereits das Wasser verläßt, verstehen wir, warum schon sie die Kiemen abwirft und ihre Luftlöcher geöffnet bleiben, daher sie der Imago viel näher steht, als der letzten Larvenform. Auch sonst hat sie ganz imaginalen Charakter, daher der Schwerpunkt der Metamorphose hier ebenso bei dem Übergang der Larve in die Subimago liegt, wie bei der vollkommenen Verwandlung der tertiären Larven bei ihrer Häutung zur Puppe. Immerhin ist aber die Metamorphose mit dieser einen Häutung noch nicht

vollendet; denn Subimago und Imago (und in höherem Grade noch Puppe und Imago der Insekten mit vollständiger Verwandlung) sind noch immer voneinander verschieden. Wir werden übrigens noch sehen, daß es nicht angeht, die Subimago als eine Puppe zu bezeichnen; vorläufig ist als Unterschied festzuhalten, daß keine Puppe zu fliegen vermag.

Die Subimago der Ephemeriden ist jedenfalls eine sehr interessante Erscheinung in der Insektenwelt, weil sie direkt beweist, daß ein flugfähiges Insekt sich noch häuten kann, eine Tatsache, die wir sonst nur theoretisch annehmen könnten in der Erwägung, daß bei der ontogenetischen*) Wiederholung stammesgeschichtliche Zustände wieder auftreten müssen. Und wie die Vorfahren unserer Insekten nicht gleich fertige, flugfähige Flügel gehabt haben können, wenn die Abstammungs- und nicht die Schöpfungslehre recht behält, sondern deren Vergrößerung nur schritt- nicht sprungweise hat erfolgen können, bis sie (vielleicht aus Fallschirmen) zu brauchbaren aktiven Flugorganen wurden, so müßte bei ungestörter, ungekürzter Wiederholung dieses Entwicklungsprozesses eine ganze Reihe mit Flügeln von beträchtlicher Größe ausgestatteter Jugendformen auf dem Wege vom Ei bis zu der Imago auftreten; von diesen hat sich nur die Subimago erhalten und beweist uns als letztes Dokument, daß die Vorstadien vor der Imago, sofern sie nur Flügelstummel besitzen, nachträglich beeinflußte und somit stammesgeschichtlich jüngere Formzustände im nachembryonalen Entwicklungsverlauf der Insekten sind.

Wir haben in den vorstehenden Beispielen eine Reihe sekundärer Larven kennen gelernt, welche dadurch stammesgeschichtlich entstanden sind, daß sich die Jugendformen an andere Verhältnisse angepaßt haben, als die Imagines. Nur so erklärt sich die Erwerbung provisorischer, nur der Larve eigener Organe. Dabei behalten jedoch diese Larven, selbst wenn sie in ihrer Gesamterscheinung sich soweit von dem erwachsenen Tier entfernen, wie die Larven der Äschniden und Libelluliden, noch immer soweit den imaginalen Bautypus bei, daß man ihnen ihre Zugehörigkeit zu den Imagines noch deutlich ansieht. Wir werden an diese Tatsache anknüpfen müssen, wenn wir uns darüber klar zu werden unternehmen, warum in der nachembryonalen Entwicklung dieser Tiere mit sogenannter unvollständiger Verwandlung ein Puppenzustand nicht auftritt. Um

*) Unter Ontogenesis (nicht „Ontogenie", wie vielfach falsch geschrieben wird) versteht man die Entwicklung des Einzeltieres vom Ei bis zum vollkommenen, selbst wieder zur Fortpflanzung fähiger Tiere.

diese Frage jedoch zur Entscheidung zu bringen, werden wir vor allem die dritte Gruppe von Larven kennen lernen müssen, von welcher wir nur bei den Insekten mit vollständiger Verwandlung Repräsentanten antreffen. Wir wollen diese Larven als tertiäre bezeichnen und vorläufig nur kurz darauf hinweisen, daß ausschließlich diese tertiäre Larve regelmäßig durch Vermittlung eines Puppenstadiums in die Imaginalform übergeht.

Versuchen wir zunächst eine nähere Kennzeichnung dieser Larven! Schon in ihrer ganzen äußeren Erscheinung sind sie von der Imago so grundverschieden, daß man die allgemeine Imaginalgestaltung des Tieres in seiner Jugendform nicht wiedererkennt. Dem Unbefangenen scheint die Raupe ein ganz anderes Tier zu sein, als der Schmetterling; er würde in dem Engerling den jungen Maikäfer, in der Made die junge Fliege nicht zu erkennen vermögen.

Während wir die junge primäre und sekundäre Larve von der Imago am weitesten entfernt und langsam die Umformung zur definitiven Gestalt stattfinden sahen, pflegt die junge, das Ei verlassende tertiäre Larve im Wesentlichen der ältesten Larve zu gleichen, daher diese letztere der Imago genau so unähnlich ist, wie jene. Es steht also der Imaginalform eine Reihe untereinander gleicher Larven gegenüber (Ausnahmen werden wir noch kennen lernen) und solange sich das Tier im Larvenzustande befindet, ist von einer fortschreitenden Entwicklung in der Richtung auf das Endziel, die Imago, bei äußerer Betrachtung nichts zu merken. Die Larve wächst nur. Abgesehen von den provisorischen, nur der Larve eigenen Organen, welche die tertiären Larven so gut besitzen wie die sekundären und welche beide Larvenformen von den primären Larven unterscheiden, erscheint hier die ganze Larve provisorisch. Sie ist zu einem ganz anderen Tier geworden, als die Imago, weil sie eine vollkommen andere Lebensführung angenommen und sich an diese in sehr vollkommener Weise angepaßt hat; eben dies aber konnte nur dann geschehen, wenn die Jugendform es nicht mehr nötig hatte, bei jeder Häutung für die Weiterentwicklung der imaginalen Organe zu sorgen, welche, nur der Anlage nach vorhanden und äußerlich nicht sichtbar, solange im unentwickelten Zustande verharren, bis der Zeitpunkt der Verwandlung gekommen ist. Diese erfolgt hier nicht mehr schrittweise, sondern durch einen Sprung, nicht mehr während des ganzen vorimaginalen Lebens wie bei den primären und sekundären Larven, sondern zu einer ganz bestimmten Zeit, der Zeit der Metamorphose, welche den ganzen stehengebliebenen Entwicklungsverlauf nachholt und dabei zugleich die larvale Organisation verschwinden läßt. Wir werden

noch sehen, welche Bedeutung bei dieser Umwandlung der Puppe zukommt. Bleiben wir einstweilen bei den Larven und versuchen wir zu verstehen, welchen Vorteil es für das Tier hatte, daß alle Larvenstadien untereinander (wesentlich) gleich wurden.

Je verschiedener die Lebens- und Ernährungsweise der Jugendform von der der Imago wurde, in um so höherem Grade mußte die Jugendform ihren besonderen Bedürfnissen Rechnung tragen und sich abweichend gestalten. Dies war aber dann nicht möglich, wenn zugleich die fortschreitende Entwicklung zur Imago beibehalten wurde; denn über eine gewisse Grenze des Zugleich-existierens larvaler und imaginaler Organe hinaus konnte das Tier nicht zur selben Zeit larval oder provisorisch und imaginal organisiert sein, ohne daß ein Monstrum zustande kam, eine Mischform zwischen Larve und Imago, welche an keine mögliche Lebensweise mehr erhaltungsmäßig angepaßt sein könnte. Wie weit eine zugleich larvale (provisorische) und unvollkommen imaginale Organisation höchstens gehen kann, lehren uns die Jugendformen, die wir als sekundäre Larven zusammengefaßt haben. Darüber hinaus ist eine Steigerung der provisorischen (von der imaginalen abweichenden) Organisation nur noch möglich unter gleichzeitiger Unterdrückung der imaginalen Organisation, das heißt: je mehr die fortschreitende Entwicklung zur Imago zurückgehalten wurde, um so freier konnte sich die Jugendform ihren besonderen Bedürfnissen entsprechend gestalten, und je länger dies geschah, um so längere Zeit konnte die Larve in unveränderter, also für sie zweckmäßigster Gestalt leben und ihre Aufgabe erfüllen. Diese Lebensaufgabe der Jugendform ist selbst bei den primären Larven schon naturgemäß eine andere, als bei den Imagines. Wir dürfen annehmen, daß die spät erworbenen Flügel der Insekten niemals eine so weitgehende Beschleunigung ihres Wachstums und ihrer Entwicklung erfahren haben, daß ein schon flugfähiges Insekt das Ei verließ. Waren aber die ersten Jugendstadien noch sämtlich flügellos, so war schon hiermit eine etwas andere Lebensführung notwendig verbunden, als wir sie bei der flugfähigen Imago antreffen. Hiermit war vielleicht die erste Möglichkeit zu der immer weiter auseinander gehenden Gestaltung der jungen und erwachsenen Tiere gegeben. Dazu kommt noch, daß die Jugendform in den ersten Stadien nie geschlechtsreif ist, die ganze arterhaltende oder Geschlechtsfunktion mit allen ihren mannigfachen Anforderungen an das Tier also wegfällt und ihm gestattet, ganz der Erhaltung des Individuums zu leben, d. h. zu fressen und Reservenahrung zur späteren Verwendung aufzuspeichern. Um heranzuwachsen bedurfte das Tier reichlicher Nahrung, und diese sich in ihm zu-

sagender Form zu verschaffen, die Nährstoffe, welche die Umwelt bietet, für sich auszunutzen, war und ist die einzige Sorge der Jugendform, die sie zu den mannigfaltigen Anpassungen bestimmte, für welche ihr das vorläufige Stehenbleiben der Entwicklung zur Imago freien Spielraum gewährte.

Wir wollen uns nun zunächst das Gesagte an einer Reihe von Beispielen klarer machen und zugleich die Erörterung der Frage anknüpfen, ob wir wirklich dazu berechtigt sind, die tertiären Larven als nachträglich unabhängig von der Imago umgestaltete Jugendformen aufzufassen, oder ob nicht, wie man früher wohl annahm, die larvale Organisation ererbt sei und die Larve uns zeige, wie die Vorfahren der Insekten ausgesehen haben, oder mit anderen Worten, ob diese tertiären Larven ontogenetische Wiederholungen stammesgeschichtlich älterer Vorfahrenformen seien oder nicht.

Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit haben die tertiären Larven vor den sekundären und primären voraus: sie besitzen niemals (von sehr seltenen Ausnahmen abgesehen) normalerweise äußerlich sichtbare Flügelstummel. Die Insekten mit vollkommener Verwandlung häuten demnach ihre Flügel im ganzen Entwicklungsverlauf nur einmal, nämlich als Puppe. Nun sehen wir, daß bei den Cicaden auch nur die sogenannte Nymphe Flügelstummel besitzt, die Flügel also auch bei ihr nur einmal gehäutet werden. Aber die Cicadennymphe ist eben keine Puppe, sondern das letzte Larvenstadium; und bei den Insekten mit vollständiger Verwandlung hat das letzte Larvenstadium nur ganz ausnahmsweise Flügelstummel, und sie treten anormalerweise auch wohl einmal schon bei ihr, statt zuerst bei der Puppe auf, wie man es bei der Larve des Mehlkäfers (Tenebrio molitor) und einigen Raupen (Dendrolimus pini) gelegentlich beobachtet hat. Die von der Regel abweichenden Fälle deuten darauf hin, daß bei den Vorfahren der jetzt lebenden Insekten mit vollkommener Metamorphose auch die Larven noch Flügelstummel besessen haben.

Dieser Flügelmangel der tertiären Larve wirkt in sehr bemerkenswerter Weise auf die gesamte Modellierung des Körpers zurück: einmal deswegen, weil die Brustsegmente durch die ihnen ansitzenden Flügel sowie durch deren Muskeln in ihrer Form bestimmt werden, welche genügenden Raum und ausreichende Ansatzflächen für sich beanspruchen, und ferner weil sie das Tier zwingen, den ganzen Körper so zu gestalten, daß er zum Halten des Gleichgewichts und zum Festhalten einer bestimmten für den Flug unerläßlichen Lage geeignet sei. Nach dieser Richtung hin durch den Flügelmangel entlastet, kann die tertiäre Larve einen Thorax besitzen, welcher sich häufig nur durch den

Besitz der drei Beinpaare von den Hinterleibssegmenten unterscheidet und das ganze Tier walzig (z. B. Raupen) oder mit Ausschluß des Kopfes gleichartig gegliedert erscheinen läßt. Auch die Gestalt, Länge und Schwere des Abdomens (Hinterleibes) muß bei dem geflügelten Insekt stets in Einklang mit der Lage, Größe und Leistungsfähigkeit der Flügel und der Schwere des Vorderkörpers stehen. Man könnte sich den plumpen Engerling

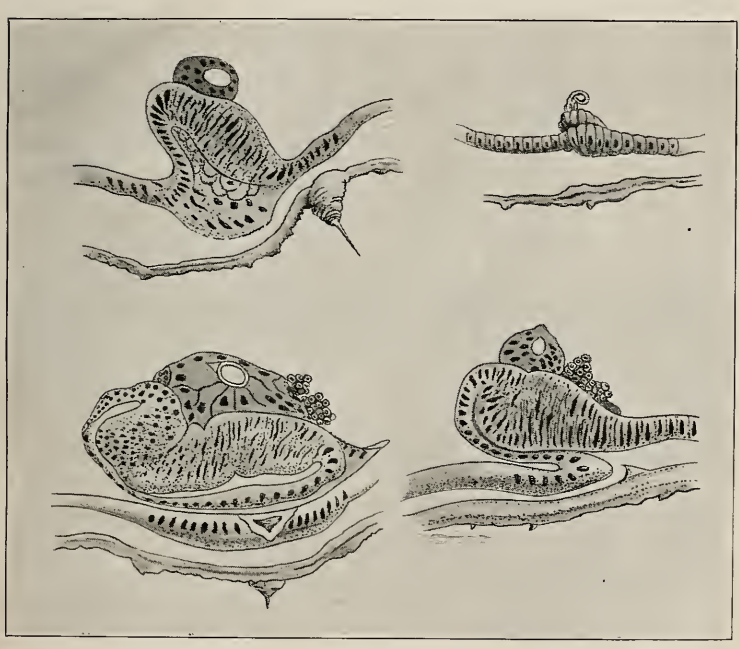

Abb. 7. Imaginalanlagen der Flügel des Kohlweißlings (Pieris brassicae) in verschiedenen Entwicklungsstadien.
Stark vergrößert. Nach Gonin.

ebensowenig wie die langgestreckte Raupe fliegend vorstellen, selbst wenn sie Flügel besäßen. Beide Larvenformen konnten, wie viele andere auch, nur entstehen, wenn sie sich ganz unabhängig von dem Besitz der Flügel und des Flugvermögens zu gestalten vermochten.

Woher kommen nun, wenn die Larve sich in die Puppe verwandelt, plötzlich deren mehr oder minder lange Flügel? Hat die Larve gar keine Spur dieser später so wichtigen Organe mehr behalten, aus welcher sie hervorgehen können, sobald das erwachsene Tier ihrer bedarf? — Die tertiäre Larve hat allerdings

Flügelanlagen, wenn auch nicht mehr in Gestalt stummelförmiger äußerer Anhänge. Diese Anlagen sind eingestülpt und in das Innere des Körpers unter die Haut verlagert, wo sie Raum genug finden, solange sie sich nicht weiter entwickeln, als es bei den Larven geschieht. Sind aber diese Flügelanlagen, deren Form die Fig. 7 in mehreren Stadien veranschaulicht, schon der Larve eigen, so deutet dies darauf hin, daß die tertiäre aus der sekundären oder primären Larve hervorgegangen ist, bei welcher die Flügelstummel noch als Ausstülpungen der Haut äußerlich sichtbar sind; und die Form der Flügelanlage als Einstülpung beweist, daß sie erst nachträglich ins Innere verlagert wurde, denn ursprünglich kann eine Flügelanlage überhaupt nur als Hautausstülpung vorgestellt werden. Als solche ist ohne Zweifel der Flügel bei den Insekten zuerst entstanden, unmöglich zuerst als Einstülpung; sonst hätten die ersten geflügelten Insekten innere Flügel gehabt! Wie in der angedeuteten Weise die Flügel in ihrer Entwicklung zurückgehalten (retardiert) wurden und sich bei der Larve nur in Gestalt der sogenannten Imaginalanlagen erhalten, so finden wir auch für alle anderen Organe, welche der Larve noch fehlen, solche Imaginalanlagen. Somit besitzt die tertiäre Larve der Anlage nach zwar alle Organe, die wir bei der Imago antreffen, ein Beweis, daß die Larve in ihrer Existenz die Imago voraussetzt, d. h. daß es in der Stammesentwicklung früher Imagines gab, als tertiäre Larven, — aber diese Anlagen bleiben unentwickelt bis zur Metamorphose. Selbstverständlich wäre es ganz falsch, solche Anlagen als Rudimente oder verkümmerte Organe zu bezeichnen; denn sie entwickeln sich später weiter und sind nur vorläufig in der Entwicklung zurückgehalten, weshalb wir sie so gut als retardierte bezeichnen können, wie z. B. die Flügelstummel; nur der Grad der Retardation ist verschieden und höher bei den tertiären als bei allen übrigen Larven. Sehen wir uns nun diese Imaginalanlagen noch etwas näher an!

Es wurde schon gesagt, daß bei der Häutung nur die Chitinschicht abgeworfen und erneuert wird, die darunter befindliche Lage lebender Hautzellen sich dagegen erhält. Bei der vollkommenen Metamorphose aber ist auch diese Haut der Larve nicht mehr mit jener der Imago identisch. Die Hautzellen der Larve und zwar sämtlicher Larvenstadien sind merklich größer und weniger zahlreich, als die der Imago. Nun findet bei der Metamorphose nicht eine einfache Umbildung dieser Zellen statt, sondern die Hautzellen der Imago gehen aus scheibenförmigen Zellpolstern hervor (Fig. 8) welche als Imaginalanlagen schon die Larve besitzt. Damit erscheint die ganze Haut der Larve

provisorisch und nachträglich bedürfnismäßig umgestaltet. Ursprünglich sah sie anders aus, das beweisen die in der Entwicklung zurückbleibenden Hautreste, die Hautimaginalscheiben, mit welchen das Tier während der Larvenperiode gleichsam im Gedächtnis behält, welches Endziel seiner vorläufig ganz vom geraden Wege abgewichenen Entwicklung es zu erreichen hat. Diese bei der Larve nur in Gestalt der Imaginalscheiben erhalten gebliebenen Hautpartien entsprechen der ursprünglichen Haut; und wie diese bei der Ausbildung der ganz anders beschaffenen Larvenhaut — man vergleiche etwa eine Fliegenmade mit der Fliege! — bis auf geringe Reste verdrängt wurde und vorläufig

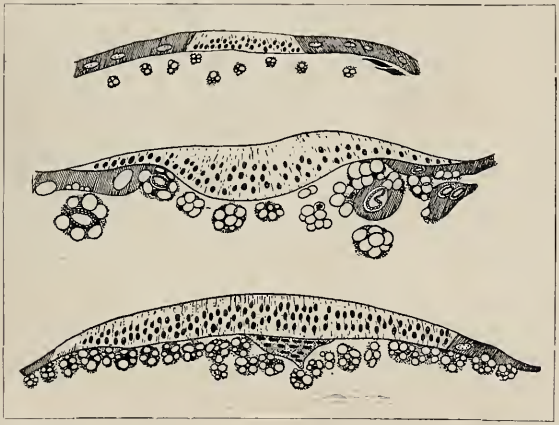

Abb. 8. Querschnitte durch die Imaginalscheiben der Haut einer Fliege. Oben im Larven-, unten im Nymphenstadium. Stark vergrößert. Nach Kowalewsky.

nur in diesen erhalten blieb, so verschwindet während der Metamorphose die Hautzellenschicht der Larve in demselben Maße, in welchem sich die Imaginalscheiben ausbreiten, um zur Imaginalhaut zu werden (Fig. 8 unten).

Das Auftreten der Imaginalscheiben ist nicht bei allen Insekten an den gleichen Zeitpunkt gebunden. Bei den Fliegen und Schmetterlingen findet man sie schon in dem jungen noch im Ei befindlichen Tier; bei anderen Insekten treten sie erst viel später auf und nicht alle gleichzeitig bei demselben Individuum. Darin wird man indessen keine prinzipiellen, sondern nur gradweise Verschiedenheiten sehen können. Die Entwicklung der imaginalen Organe wurde bald stärker, bald schwächer zurückgehalten.

Wir finden nun nicht nur für die Haut und die Flügel der Imago Anlagen bei der Larve, sondern für alle imaginalen Organe, welche der Larve (äußerlich sichtbar) fehlen: für die Beine des Thorax bei den beinlosen Larven, für die zusammengesetzten Augen, welche allen tertiären Larven mit der einzigen mir bekannten Ausnahme von Corethra fehlen, für den Kopf mit seinen Anhängen bei den Fliegenlarven (Fig. 9). Man wird in diesen Fällen gewiß nicht behaupten wollen, daß die Fliegenlarve beispielsweise den wurmähnlichen Vorfahren des Insektenstammes entspreche; denn dann könnte sie kein Chitin haben und dürfte in ihrer inneren Organisation nicht ein typisches Insekt sein, was sie doch tatsächlich ist. Auch würde man nicht verstehen, woher sie die Imaginalanlagen hätte. Es bleibt darum keine andere Auffassung möglich, als daß wir es in der Made mit einer Larve zu tun haben, welche erst nachträglich ihre jetzige Gestalt angenommen und sich dabei ungeheuer weit von der Imago entfernt hat und welche nicht als eine ontogenetische Wiederholung einer weit zurückliegenden wurmähnlichen Ahnenform angesehen werden kann. Die Übereinstimmung mit einem Wurm in der äußeren Form ist bei genauerer Prüfung nur sehr oberflächlich und erst nachträglich zustande gekommen, wie die Fischähnlichkeit der Wale, die doch Säugetiere sind. Die in Kot, Kadavern, Humus und anderen weichen Substanzen bohrenden Fliegenlarven können den Fliegenkopf mit seinem Rüssel und seinen hochentwickelten Augen durchaus nicht gebrauchen, ebensowenig die Flügel und Beine; deshalb halten sie deren Entwicklung vorläufig zurück und passen sich ihrer Umgebung an, indem sie die bekannte für ihre Lebensführung durchaus zweckmäßige Form annehmen.

Während sich in der Zurückhaltung der Entwicklung imaginaler Organe die negative Umgestaltung der Jugendform bei den tertiären Larven sehr viel deutlicher ausdrückt, als bei allen anderen Larvenformen, so finden wir andererseits sehr zahlreiche und verschiedenartige Merkmale dafür, daß auch hier eine positive Umformung, eine vorwärtsschreitende Entwicklung stattgefunden hat, welche einstweilen ganz andere Ziele verfolgt und erreicht, als die definitive Ausbildung der Imaginalgestalt. Diese provisorische, larvale Organisation hat nicht nur schon vorhandene Organe für eine andere Verwendung, als für welche sie ursprünglich bestimmt waren, umzubilden verstanden, sondern sie hat auch neue Organe geschaffen, welche nur Wert und Bedeutung für die Larve haben, dagegen für die Imago mit ihrer ganz anderen Lebensweise zwecklos und wenigstens überflüssig, vielfach aber auch hinderlich und schädlich sein würden.

Wir wollen zuerst diejenigen provisorischen Organe betrachten, welche durch Umbildung aus den ursprünglich anders gestalteten einer solchen Jugendform hervorgegangen sind, welche der Imago noch näher stand, als die tertiäre Larve und dieser letzteren stammesgeschichtlich vorausging. — Unter den Käfern finden wir eine in dieser Weise entstandene provisorische Bildung bei den Dytiskus-Larven (Fig. 5 rechts) in Gestalt der Saugzange des Kopfes, welche den Vorderkiefern (Mandibeln) der Imago entspricht. Bei dem Käfer als kräftiges zum Zerkleinern seiner Fleischnahrung dienendes Kauorgan ausgebildet, ist dieser Kiefer bei der Larve in seiner gestreckten, sichelförmigen Gestalt zum Zerkleinern der Nahrung ungeeignet und das Tier wäre unfähig, die Nahrungsbissen aufzunehmen, weil seine Mundöffnung fast ganz verschlossen ist. Man wird mit der Vermutung kaum fehlgehen, daß dieser Verschluß des Mundes erst im Anschluß an die Ausbildung der Saugzangen zustande kam, weil diese die ursprüngliche Eingangspforte in den Darm überflüssig machten; denn die larvalen Mandibeln sind von einem Kanal durchsetzt, welcher sich einerseits nach außen, andrerseits in das vordere Darmende öffnet. Die spitzen Zangen dringen in das Beutetier ein, welches durch eine aus der Endöffnung austretende Flüssigkeit schnell getötet wird. In dieser giftig wirkenden Substanz hat die schwache Larve eine Waffe zur Verfügung, welche es ihr gestattet, auch große und stärkere Tiere anzugreifen; doch ist dies nicht der einzige Vorteil, den sie durch die austretende Flüssigkeit genießt, denn diese ist fähig, alle Gewebe (mit Ausnahme des Chitins) aufzulösen und so in eine Form überzuführen, in welcher sie von der Larve aufgesogen werden können. Das räuberische Tier vermag also seine Beute so vollständig wie möglich auszunutzen und ist nicht nur auf deren schon von Natur flüssigen Leibesinhalt angewiesen. Der starke mit muskelkräftigen und schnell fördernden Ruderbeinen ausgerüstete, durch seinen harten Chitinpanzer und seine festen Deckflügel geschützte Käfer bedarf zur Bewältigung seiner Beute des Giftes nicht und seine harten Kiefer zerkleinern sogar starkes Chitin, wovon man sich durch Untersuchung seines Kropfes überzeugen kann.

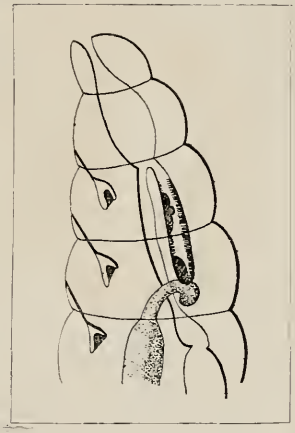

Abb. 9. Schema der Anordnung der Imaginalscheiben bei einer Fliegenlarve.
Nach Van Rees.

In einer weitab von den Käfern stehenden Insektenordnung begegnen wir wieder Larven, welche im Gegensatz zu ihren kauenden Imagines saugende Mundteile besitzen. Am bekanntesten ist wohl der Ameisenlöwe (Siehe Titelbild), dessen gedrungene Larve ganz wesentlich anders aussieht, als das erwachsene Tier, welches als Ameisenjungfer mit seinem schlanken, gestreckten Hinterleib und seinen vier glashellen Flügeln eine weitgehende Ähnlichkeit mit den Libellen zeigt. Darüber werden wir uns nicht mehr wundern, wenn wir die Larve als Bewohnerin sandigen Bodens kennen lernen, welche mit ihrem kegelförmigen etwas zusammengedrückten äußerst kräftigen Hinterleib sich schnell und geschickt durch den lockeren Sand bohrt und ihre Fangtrichter in jener leicht von jedem Naturfreund zu beobachtenden Weise als Fallen für andere Insekten herstellt. Man kann diese Ameisenlöwen sehr leicht in der Gefangenschaft halten und wird sich dann davon überzeugen, daß sie keineswegs allein auf Ameisen angewiesen sind. Ich habe gefangene Larven, die bei reichlicher Nahrung unbedenklich in größerer Anzahl in demselben Gefäß gehalten werden können, ohne daß sie einander anfallen, Fliegen der verschiedensten Arten, Raupen des Goldafters und Ringelspinners in halb und ganz erwachsenem Zustande, Blattflöhe (Psylliden) und Zwergzikaden (Cicadelliden) sowie kleine Schmetterlinge (Microlepidopteren) aussaugen sehen, während Wanzen und kleine Käfer regelmäßig verschmäht wurden, sei es des üblen Geschmackes, sei es der harten Chitinbedeckung wegen. Die Saugzange wird hier nicht von den Vorderkiefern (Mandibeln) allein gebildet, sondern von ihnen und dem dahinter gelegenen Kieferpaar (erste Maxille). Beide legen sich derart aneinander, daß ein Saugrohr jederseits hergestellt wird. Der Mund ist so geschlossen, daß nur je eine rechte und linke Öffnung mit dem Kieferkanal in Verbindung tritt.

Ähnlich sind die Larven der gleichfalls zu den Neuropteren gehörenden Goldaugen (Chrysopa) ausgestattet. Die Imago ist wohl jedem schon einmal an die Lampe geflogen und durch ihren grünen Körper und ihre goldenen Augen aufgefallen, die Larve aber, den sogenannten Blattlauslöwen muß man schon suchen, um ihn genauer kennen zu lernen, denn sie treibt sich raubend zwischen Pflanzen- und Strauchwerk herum und stellt den Blattläusen nach, die sie ähnlich wie der Ameisenlöwe aussaugt.

Diese Neuropterenlarven sind insofern besonders interessant, als wir in der Regel saugende Mundteile bei den Imagines solcher Insekten antreffen, deren Larven kauende Kiefer besitzen. Zweifellos ist der Saugapparat die später erworbene höher

spezialisierte Form; sie bei den Imagines zu treffen wird uns daher nicht so sehr in Erstaunen versetzen, als ihm bei der Larve zu begegnen. Für die Jugendform aber beweist die Ausbildung von Saugzangen, daß sie höher spezialisiert ist, als ihre Imago, welche die Nahrung zerkaut, wie ursprünglich alle Insekten es getan haben. Die Larve muß also nachträglich als solche entstanden sein und kann ihre Saugzangen nicht von saugenden Vorfahren ererbt haben.

Abb. 10. Larven und Nymphen deutscher Mückenarten. Links Larve von Chironomus, in der Mitte zwei Larven von Corethra, rechts Nymphe von Chironomus. Schwach vergrößert. Nach Hennegun.

Als eifrige Blattlausjäger kennen wir außer dem Goldauge z. B. die Larven der Marienkäfer (Coccinellidae), welche zwar dieselbe Lebensweise führen, wie der Blattlauslöwe, ohne doch Saugzangen zu besitzen. Daraus ersehen wir, daß die gleiche Lebensweise keineswegs zwei von Hause aus verschiedene Tiere zwingt, die gleiche Organisation anzunehmen, wie häufig auch ähnliche Bildungen durch die übereinstimmende Lebensweise hervorgerufen werden können, wofür uns auch unter den Insektenlarven noch Beispiele begegnen werden.

Einen ganz anderen und recht interessanten Fall nachträglicher Umgestaltung der Organe finden wir bei der Corethra-

Larve (Fig. 10); wie zahlreiche andere Mückenlarven lebt auch diese im Wasser und schwebt in ihm in wagerechter Haltung und vollkommener Ruhe. Nur wenn sie gestört wird, flieht sie mit einem kräftigen Ruderschlag. Sonst bleibt sie unbeweglich, bis etwa ein kleiner Krebs in den Bereich ihrer Kiefer kommt, den sie alsbald ergreift und verschlingt. Die Umformung, welche uns hier interessiert, betrifft das Tracheensystem. Da die Tiere durchsichtig sind, kann man schon mit der Lupe, ja mit unbewaffnetem Auge ein vorderes und ein hinteres Tracheenblasenpaar bemerken, deren eins im dritten, das andere im zehnten Körpersegment liegt. Jede Blase ist nierenförmig und schwärzlich gefärbt. Sie stehen auffallenderweise mit den übrigen

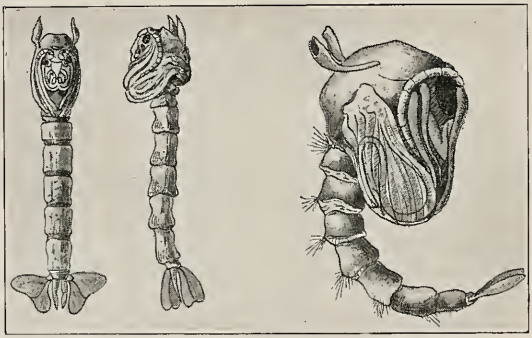

Abb. 10a. Links zwei Nymphen von Corethra, rechts Nymphe von Culex.
Schwach vergrößert. Nach Hennegun.

Tracheen des Körpers nicht in Verbindung und öffnen sich ebensowenig wie diese nach außen; denn Luftlöcher fehlen der Larve vollständig und sie ist gezwungen, durch Vermittlung der Haut den Sauerstoff der im Wasser enthaltenen Luft aufzunehmen. Die Blasen haben die Bedeutung eines hydrostatischen Apparates, d. h. sie haben die Aufgabe, das gestreckte Tier im Wasser in seiner wagerechten Lage schwebend zu erhalten. Die vorderen Blasen sind naturgemäß größer als die hinteren, weil der schwerere Vorderkörper entsprechend mehr erleichtert werden muß, damit die horizontale Lage erhalten bleibt. Bei der Verpuppung gehen die hinteren Blasen verloren und damit ändert sich die Lage des Tieres im Wasser derart, daß der Vorderkörper sich hebt und der Hinterleib herabsinkt. Man wird die Entstehung dieser mit Luft gefüllten Tracheenblasen als eine nachträgliche Erwerbung der Larve auffassen dürfen, als eine Um-

bildung oder provisorische Gestaltung, welche in dieser Form nur für den Aufenthalt im Wasser von Wert und Bedeutung sein kann. Schon das Verschwinden der hinteren Blasen bei der Puppe zeigt, daß wir es mit einer vorübergehenden larvalen Anpassung zu tun haben. Wir werden später sehen, daß die innere Organisation der tertiären Larven sehr von der imaginalen abweichen kann, nicht nur, indem sie einfacher erscheint, sondern vielfach auch dadurch, daß gewisse Organe eine höhere Spezialisierung erfahren haben, als bei der Imago.

Wir sahen schon, daß auch die Haut der Larve eine provisorische Ausbildung erfährt, indem sie den besonderen Bedürfnissen der Jugendform in ihrer Beschaffenheit und der Gestaltung ihrer Anhänge Rechnung trägt. Wie enorm weit der Unterschied zwischen der larvalen und imaginalen Haut gehen kann, lehren uns sehr deutlich zahlreiche Schmetterlinge. Da sehen wir die Raupen vieler Tagfalter mit großen verzweigten Dornen ausgestattet, von welchen der Schmetterling keine Spur mehr erkennen läßt und die auch der Puppe schon fehlen. Andere Raupen besitzen ein dichtes und langes Haarkleid von ganz anderer Beschaffenheit, als die Imago, wie z. B. die sogenannten Bärenraupen und die mit zierlichen Bürsten und Pinseln ausgestatteten Larven der Orgyia- und Dasychira-Arten (Fig. 11), wie denn überhaupt die Mannigfaltigkeit in der Ausbildung von Hautanhängen gerade bei den Raupen ungeheuer groß ist. Auch das bekannte „Schwanzhorn" der Schwärmer-(Sphingiden)Raupen kehrt bei der Imago nicht wieder und ist bei der Puppe nur noch ausnahmsweise vorhanden; und die Trichterwarzen, welche sich bei den Lipariden-Larven (deren bekannteste der unsere Obstgärten verwüstende Goldafter, der Schwammspinner und die den Fichtenforsten verderbliche Nonne sein dürften) am 9. und 10. Körpersegment auf der Rückenseite vorfinden, durch ihre meist auffallende Färbung leicht zu erkennen sind und auf Reiz vorgestülpt werden, sind ausschließlich larvale, also provisorische Organe, welche ein saures Sekret austreten lassen und als Schutzapparate aufgefaßt werden.

Wenn nachgewiesen werden könnte, daß die Lepidopteren (Schmetterlinge) ursprünglich zwei Paare von Speicheldrüsen besessen haben, so würde dasjenige Paar, welches bei der Raupe als Spinn- oder Seidendrüse auftritt, nur ein umgebildetes Speichel-Organ sein; ist jedoch ursprünglich nur ein Speicheldrüsenpaar vorhanden, so sind die Spinndrüsen entweder Neuerwerbungen oder vielleicht aus uralten ererbten Nierenorganen hervorgegangene Apparate, von welchen die Larve in mannigfachster Weise Gebrauch macht: zur Herstellung von Nestern,

zum Kriechen an glatten Flächen, die sie mit Spinnfäden überzieht; zum Zusammenspinnen von Blättern, um einen geschützten Ort zur Häutung zu gewinnen; zur Herstellung eines Seiles, an dem sie sich von der Nährpflanze herabläßt oder das sie vor dem Herabfallen bei starker Erschütterung durch den Wind oder Regen schützt; zum Weben der Kokons, der Hülle, welche der Puppe in vielen Fällen eine sichere Lagerstatt gewährt, oder zum Festheften des Hinterleibes an einem Gegenstande vor dem Übergang in das Puppenstadium. Diese Spinndrüsen werden während der Puppenperiode vollständig aufgelöst und fehlen der Imago durchaus. Es ist leicht zu erkennen, daß ein erwachsenes Tier mit der Organisation und Lebensweise des Schmetterlings mit Spinndrüsen nichts anzufangen wüßte und darum diese eigenartigen Organe nicht wohl erworben haben kann; ihr vielseitiger Nutzen für die Larve liegt dagegen klar zutage.

Wir finden übrigens Spinndrüsen nicht nur bei den Lepidopteren-Raupen, sondern auch bei den Larven der Trichopteren, jenen bekannten Gehäusebewohnern des Wassers, vieler Hautflügler (Hymenopteren), der Siphonaptera (Flöhe) und mancher Blattkäfer (Chrysomeliden). Besonders merkwürdig sind sie bei den Neuropterenlarven (Ameisenlöwe, Goldauge), wo sie nicht als eine besondere Art von Speicheldrüsen auftreten, sondern dem Enddarm angehören.

Sehr auffallende provisorische Verhältnisse zeigt der Darm mancher tertiärer Larven; sie lassen sich nur aus der besonderen Ernährungsweise dieser Tiere erklären. Während wir ganz allgemein bei den Insekten einen schlauchförmigen Darm antreffen, welcher mit Ein- und Ausgangsöffnung versehen ist, daher die Nahrung, soweit sie nicht verdaut werden kann, aus der Endöffnung als Kot entleert wird, finden wir bei diesen Larven den Zusammenhang des Mitteldarms mit dem Enddarm aufgehoben. Die Tiere vermögen infolgedessen keinen Kot zu entleeren, haben es aber auch nicht nötig, weil bis auf geringe sich ansammelnde Reste die gesamte Nahrung verdaut wird. Die Bienen-, Wespen- und Ichneumonidenlarven, manche Fliegenlarven (Pupiparen) und die Jugendformen der Netzflügler (Hemerobius, Myrmeleon, Chrysopa) sind Beispiele für dies eigenartige Verhalten. Alle leben von flüssigen Substanzen, welche fast restlos verdaulich sind und entfernen die etwa vorhandenen geringen unbrauchbaren Reste erst bei der Metamorphose aus dem Darm. Bei dem ausgebildeten Tier besteht dann der Zusammenhang mit dem Enddarm wieder.

Daraus, daß der Enddarm ganz außer Funktion gesetzt ist, erklärt sich auch, wie es möglich war, daß bei den genannten

Neuropterenlarven in ihm Spinndrüsen zur Ausbildung kommen konnten. Wo der Enddarm zur Kotentleerung dient, würde ein Spinnorgan in ihm wohl nicht entstehen können.

Bei den Wespen und Bienen wird durch Darbietung geeigneter Nahrung von seiten der Arbeiter die Kotentleerung überflüssig und damit die Wabe vor Verschmutzung bewahrt. Der funktionslose Enddarm konnte sich gegen den Mitteldarm abschließen.

Abb. 11. Raupe von Dasychira pudibunda.
Nach Eckstein.

Die Ichneumonidenlarven leben als Parasiten im Körper anderer Insekten, wo sie sich von dem Blut und teilweise wohl auch von dem Fettkörper ihres Wirtes ernähren. Beides sind schon durch einen Organismus verarbeitete und vorbereitete Nährstoffe, welche restlos von der Darmwand aufgenommen werden können, daher auch hier der Enddarm außer Tätigkeit gesetzt wird. Das hat in diesem Falle noch einen anderen Vor-

teil: würde der Parasit seinen Kot in die Leibeshöhle des Wirtes entleeren, so müßte dieser schwer geschädigt werden und bald eingehen; damit aber würde die schmarotzende Larve ihrer Nahrungsquelle beraubt sein, noch bevor sie erwachsen wäre und müßte, unfähig einen anderen Wirt aufzusuchen, zugrunde gehen, ohne jemals das Endziel ihrer Entwicklung zu erreichen.

Die Pupiparen endlich machen den größten Teil ihrer Entwicklung im mütterlichen Körper durch und werden durch ein Sekret ernährt, welches von den Uterusdrüsen der Mutter zubereitet wird, also schon für sie besonders vorbereitet ist und von dem jungen Tier verschluckt und restlos verdaut wird. Die Larven verpuppen sich gleich nach der Geburt. Hieraus erklärt sich auch bei ihnen der Verschluß des Mitteldarms gegen den Enddarm infolge der Funktionslosigkeit des letzteren. Daß bei dieser bequemen, gleichsam parasitischen Ernährung, auch die Mundhaken zum Fortfall kommen, welche wir bei den meisten Fliegenlarven antreffen, versteht sich leicht daraus, daß diese Maden ihrer nicht bedürfen. — Wir haben hier eine Reihe recht interessanter nachträglicher Anpassungen vor uns, welche eben nur die Larve in engster Abhängigkeit von ihrer besonderen und abweichenden Lebensführung hat erwerben können, und wir vermögen mit Sicherheit zu erkennen, daß der Mangel der Beine, welche doch den Insekten zweifellos ursprünglich eigen sind, auf die Lebensweise zurückzuführen ist: weder die schmarotzenden Ichneumonidenlarven noch die Wespen- und Bienenlarven wären in der Lage, ihre Beine benutzen zu können, so wenig wie die in weichen Substanzen bohrenden Fliegenmaden, und so haben wir denn damit eine Reihe schöner Beispiele dafür, wie der Nichtgebrauch bei den verschiedensten Larvenformen zum Verlust der Extremitäten geführt hat. Dadurch werden diese Larven nachträglich einander ähnlich, nähern sich dem wurmförmigen Typus oder der Made mehr oder minder an, ohne daß doch diese Ähnlichkeit auf einer näheren Verwandtschaft beruht, d. h. von gemeinsamen Vorfahren ererbt ist. Wir haben es hier vielmehr nur mit jener Erscheinung zu tun, welche eine nachträgliche Folge gleicher Lebensweise ist und als Konvergenz bezeichnet wird. Überall da, wo die Larven ihrer Beine zur Ortsbewegung bedürfen, um sich ihre Nahrung zu verschaffen, sind sie wohl entwickelt. Da aber, wo das Tier von reichlicher Nahrung umgeben ist, diese stets zur Verfügung hat und nicht zu suchen braucht, verkümmern und verschwinden oft die Organe zur Fortbewegung, ohne damit jedoch auch für die Imago verloren zu gehen. Das zeigen sehr schön auch die

Larven der Buprestiden (Prachtkäfer), Curculioniden (Rüsselkäfer), Scolytiden (Borkenkäfer), Cerambyciden (Bockkäfer), welche in Holz und Rinde leben, durch welche sie sich weiterfressen und kotgefüllte Gänge hinterlassen. Daß solchen Tieren, welche ihr ganzes Larvenleben im Dunklen zubringen, die Augen fehlen, ist ein weiterer Beweis für das Verschwinden nicht mehr gebrauchter Organe.

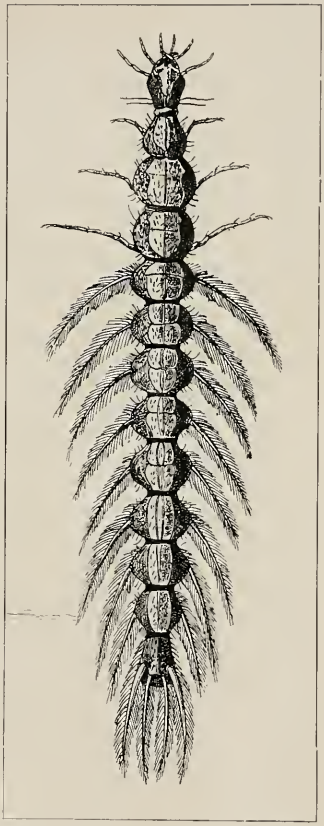

Abb. 12. Larve eines Taumelkäfers (Gyrinus marinus). Schwach vergrößert. Nach Schiödte.

Bei zahlreichen Käferlarven ragen über das Hinterleibsende paarige Anhänge von verschiedener Form und Länge hinaus. Da ähnliche Fortsätze auch bei den Imagines tieferstehender Insekten verbreitet sind, wird man in ihnen ursprüngliche, ererbte Organe sehen dürfen. Bei manchen Laufkäfer- (Carabiden-) Larven sind diese Anhänge, die sogenannten Cerci, ziemlich einfach, mit einigen Borsten bedeckt und konisch und mögen in diesem Falle als nachträglich wenig veränderte rückgebildete abdominale Extremitäten angesehen werden können, welche aus altererbten Anlagen von Hinterleibsbeinen (die der Embryo im Ei noch besitzt) hervorgegangen sind, die von den Insektenahnen noch ebenso benutzt wurden, wie etwa von den vielbeinigen Tausendfüßern. Aber bei anderen Larven dieser Familie z. B. bei Carabus auronitens, sind sie zweifellos nachträglich stark verändert, indem sie eine bestimmte Aufgabe übernommen haben, welche die Lebensweise der Larve mit sich brachte. Sie laufen an ihrem Ende in einen spitzen Dorn aus, welcher abwärts gekrümmt ist und eine ebenso starke Chitinisierung erfahren hat, wie der ganze Anhang. An ihm befinden sich zwei etwa von der Mitte nach unten vorragende spitze Fortsätze. Dieser ganze feste, dreispitzige Apparat macht den Eindruck einer kräftig wirkenden Bremse oder eines Organs, mit dessen Hilfe sich die Larve rückwärts zu bewegen vermag, indem sie die Dornen in den

Boden einhakt und entsprechende Bewegungen des Hinterleibes ausführt. Zum festen Anklammern an den Boden bei der Bewältigung der Beute von seiten dieser räuberischen Tiere, welche sich im Zwinger auch gegenseitig anfallen, dürfte der paarige Anhang ein sehr geeignetes Mittel sein, welches sicher nicht in dieser Form ererbt, sondern erst nachträglich erworben wurde, übrigens, wie die Cerci überhaupt, dem Käfer fehlt.

Man ist nicht immer in der Lage, mit Sicherheit die Grenze zu bestimmen zwischen solchen Organen, welche dem Tier ursprünglich eigen waren und bei der Larve nur eine andere Gestaltung erfahren haben, und solchen, welche als Neuerwerbungen anzusehen sind. Für die Auffassung, daß die Larve andere Entwicklungswege eingeschlagen hat unter vorläufiger Vernachlässigung des ursprünglichen Werdeganges, der sie direkt der Imaginalform zuführte, sind jedoch beide gleich beweisend, nur stellen die Neuerwerbungen einen höheren Grad spezieller Anpassung der Jugendform dar. Wir wollen uns eine Reihe dieser Neuerwerbungen vorführen, welche dartun werden, daß die Larve in ihrer Eigenschaft als tertiäre so gut wie als sekundäre stammesgeschichtlich später entstanden ist, als die Imago.

Recht auffallend tritt hier, ebenso wie bei den sekundären Larven, die besondere Anpassung der Jugendform an andere Verhältnisse da in Erscheinung, wo ein nachträglicher Übergang in das Wasser stattgefunden hat, und in allen diesen Fällen können wir mit Sicherheit sagen, daß in der Tat das Wasserleben nicht das Ursprüngliche ist, weil die Insekten typische Landtiere und auf dem Lande aus ihren Vorfahren hervorgegangen sind, gleichgültig, ob wir diese Ahnenformen unter den Wasser- oder Landtieren zu suchen haben. Auch hier finden wir wieder zahlreiche Konvergenzen, denn fast aus allen Ordnungen der Insekten mit vollständiger Metamorphose, sind Larven nachträglich ins Wasser gegangen und haben den neuen Anforderungen in gleicher Weise durch Ausbildung von Tracheenkiemen Rechnung getragen, wie verschiedenartig in ihrer Form, Anzahl und Lage sich diese provisorischen Anhänge auch verhalten. Wir finden solche Wasserlarven unter den Käfern, Köcherfliegen (Trichopteren), Schmetterlingen, Zweiflüglern (Dipteren) und Netzflüglern (Neuropteren).

Schon die Käferlarven lehren indessen, daß die Natur bei der Gewöhnung an das Wasserleben nicht nach einem bestimmten Schema gearbeitet hat; denn entweder behielten die Tiere die Luftatmung bei, indem sie von Zeit zu Zeit an die Oberfläche stiegen um ihre Tracheen aus der Atmosphäre zu füllen, oder sie entnehmen die Luft direkt dem Wasser und nur in diesem

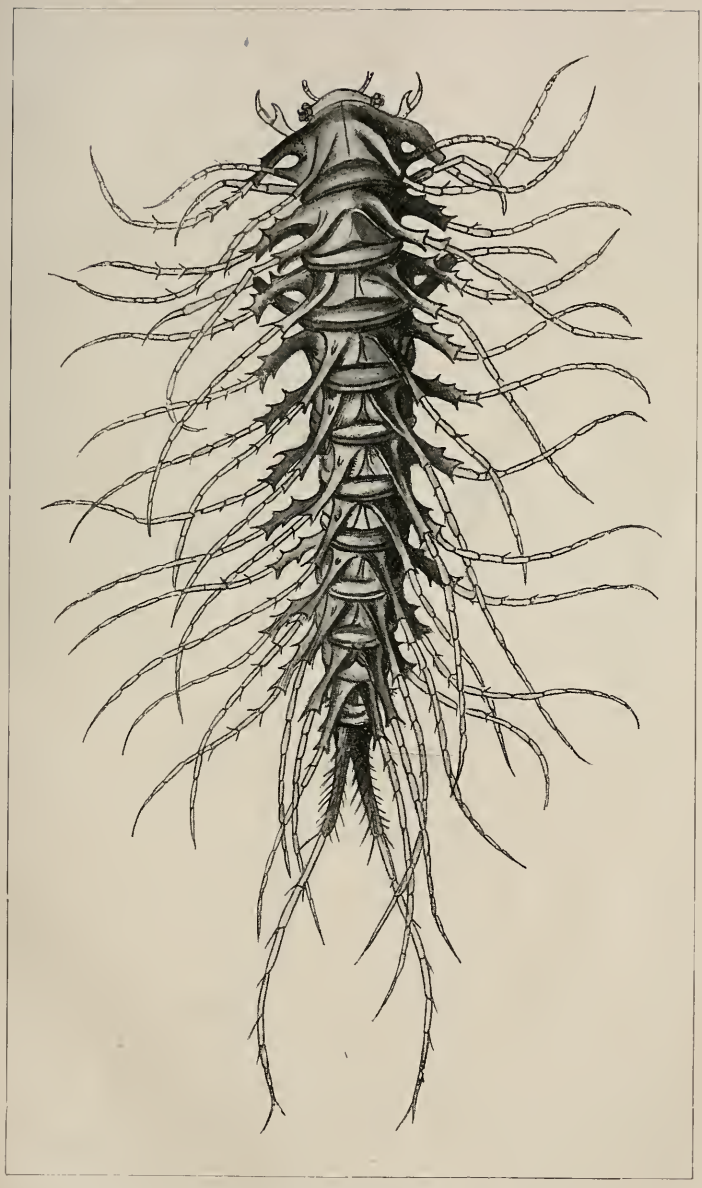

Abb. 13. Larve des Schwimmkäfers Cnemidotus.
(15fach vergrößert). Nach Schiödte.

Falle bringen sie Kiemen zur Ausbildung. Beide Arten der Atmung haben jedoch umgestaltend auf die Larve zurückgewirkt. Als Beispiel für die Luftatmer kann die Larve des Gelbrandes (Dytiscus) dienen, bei welcher alle Luftlöcher mit Ausnahme des letzten Paares geschlossen sind; dieses bringt das Tier mit der Atmosphäre in Verbindung, indem es mit der Hinterleibsspitze gerade die Wasseroberfläche erreicht, während der ganze übrige Körper untergetaucht bleibt. Er wird an der Oberfläche gehalten durch zwei Anhänge des Hinterleibsendes, welche ausreichen, die Larve zu tragen und in ihrer schwebenden Lage zu erhalten, weil ihr Gewicht das des Wassers um so weniger übertrifft, je stärker das Röhrensystem der Tracheen mit Luft gefüllt ist. — Dagegen sind die langgestreckten Larven der Taumelkäfer (Gyrinus) zu echten Wasseratmern geworden, welche an jedem Segment des Hinterleibes ein Paar großer Fiederblättchen tragen, deren Formen die beigegebene Fig. 12 zur Anschauung bringt, aus welcher zugleich ersichtlich ist, daß sich am letzten Segment vier Kiemenanhänge gebildet haben. Diese Tracheenkiemen stellen insofern eine bessere Anpassung an das Wasserleben dar, als sie der Larve gestatten, dauernd im Wasser zu bleiben, ohne zur Atmung an die Luft emporsteigen zu müssen.

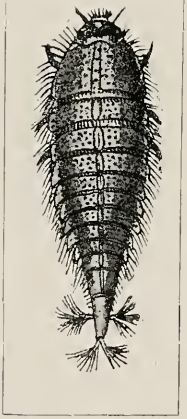

Abb. 14. Larve von Elmis.
Schwach vergrößert.

Eine recht auffallende Gestalt erhält die Larve von Cnemidotus durch ihre seltsamen Tracheenkiemen. Wie die Figur 13 zeigt, stehen auf dem Rücken der drei Brustsegmente und den sieben ersten Hinterleibsabschnitten je vier und am achten Hinterleibsring zwei Fortsätze, deren jeder in eine sehr lange, gegliederte Borste ausläuft. Die Gliederung dürfte mit der Länge der Borsten zusammenhängen; denn lange, starre Anhänge brechen leicht ab und hindern unter Umständen das Tier an der Bewegung. Wo sie in ihrer besonderen Aufgabe die Starrheit nicht erfordern, werden sie durch Gliederung widerstandsfähiger und weniger hinderlich gemacht werden können, ein Fall, welchen wir in den Kiemen der Cnemidotus-Larve vor uns haben. Der Tracheenast, welcher diese gegliederten Fäden durchzieht, bleibt einfach. —

Wie mannigfaltig die Form, Anzahl und Lage der Tracheenkiemen sein kann, lehrt uns ferner die Larve von Elmis, einem Käfer, welcher einer ganz anderen Käferfamilie angehört, näm-

lich den Hydrophiliden, deren Imagines den Dytisciden nur durch Konvergenz gleichen. Ihre Kiemen (Fig. 14) sind zarte, zu Büscheln vereinigte Fäden, welche zu ihrem Schutz eingezogen werden können und nur dem hinteren Körperende angehören. —

Auch unter den Lepidopteren haben sich einige Larven an das Leben im Wasser gewöhnt, ohne sich jedoch in ihrer Atmung übereinstimmend zu verhalten. So sehen wir die Larve von Hydrocampa an der Unterseite der Blätter von Seerosen (Nymphaceen) und Laichkraut (Potamogeton) fressen, sich also vollständig unter Wasser aufhalten, ohne daß Tracheenkiemen zur Entwicklung gekommen sind oder die Luft der Atmosphäre entnommen wird. Die Tiere atmen vielmehr, da ihre Luftlöcher verschlossen sind, durch die Haut in derselben Weise, wie viele sekundäre Larven dauernd (Plecoptera) oder nur in der Jugend (Epheme-

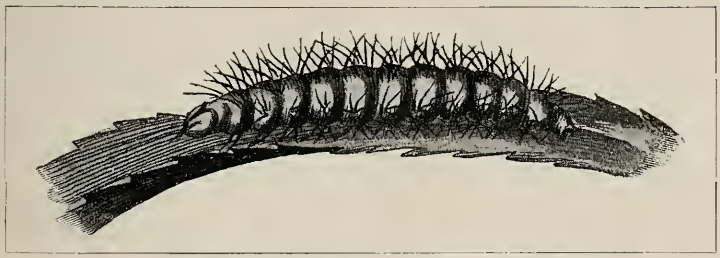

Abb. 15. Raupe von Parapoynx stratiotata.
Nach Lampert.

riden); später aber öffnen sich die Luftlöcher und nun werden die Tracheen mit Luft gefüllt, von welcher die Larve einen bestimmten Vorrat in ihrem Gehäuse mit sich führt. Die Raupen eines anderen Kleinschmetterlings dagegen (Parapoynx stratiotata, Fig. 15), welche zwischen zusammengesponnenen Blättern der Wasseraloë (Stratiotes) unter Wasser frißt, besitzt am ganzen Körper zahlreiche fadenförmige Tracheenkiemen. —

Sehen wir uns die Zweiflüglerlarven mit Rücksicht auf ihre Anpassung an den Aufenthalt im Wasser an, so finden wir auch bei ihnen eine ganze Reihe von besonderen Bildungen, welche sich nicht allein auf die Atmung beziehen, sondern vielfach auch auf die Fortbewegung. Die Tracheenblasen der Corethralarve haben wir an anderer Stelle schon kennen gelernt. Sehen wir uns die bekannte Jugendform unserer gewöhnlichen Stechmücke näher an, so finden wir sie mit einem ziemlich langen geraden Fortsatz ausgestattet, der sich von der Rückenseite des achten Hinterleibsringes erhebt und an dessen Ende die beiden seitlichen Tracheenlängsstämme ausmünden, welche wir ganz all-

gemein bei den Insekten antreffen und welche die queren, von den Luftlöchern ausgehenden Stämme miteinander in Verbindung setzen. Die Luftlöcher des übrigen Körpers sind geschlossen. Die Atemröhre stellt ein provisorisches Organ dar, welches schon der Puppe und natürlich auch der Mücke fehlt. Mit Hilfe dieses Rohres füllt die Larve ihre Tracheen, indem sie mit dessen freiem Ende am Wasserspiegel hängt, wobei die Mündung geöffnet ist, die jedoch sofort durch einen Klappenapparat geschlossen wird, wenn das Tier untertaucht. Außerdem finden sich aber am After fünf Tracheenkiemen, welche zwar ihrer Kleinheit wegen nicht imstande sind, allein dem Atembedürfnis der Larve zu genügen, ihr aber doch gestatten, sich längere Zeit unter dem Wasserspiegel aufzuhalten, ohne ersticken zu müssen. — Als besondere Anpassungen an die Bewegung im Wasser sind die Borsten der Rücken- und Bauchseite des letzten Segmentes anzusehen, welche bei den schlagenden Bewegungen des Körpers die Ruderfläche vergrößern und damit dessen Ruderwirkung erhöhen. Solche Ruderborsten finden wir auch in recht zierlicher Form und Gruppierung an der Bauchseite des Hinterendes bei der Corethra-Larve (vgl. Fig. 10). Die F-bogenförmig gekrümmten starren Borsten bilden in ihrer Gesamtheit einen zarten Fächer, welcher dem Wasser bei seitlich gerichteten Schlägen des Hinterleibes einen größeren Widerstand entgegenzusetzen bestimmt sind.

Ganz anders gestalten sich die Organe zur Fortbewegung bei den Zuckmücken-(Chironomus-)Larven (Fig. 10), welche sich im Schlamm und an Pflanzen kriechend und nur gelegentlich unter starker Schlängelung des ganzen Körpers freischwimmend bewegen. Es scheint, als müßten diese Larven von schwimmenden Formen abstammen oder wenigstens von solchen, welche ursprünglich eine Lebensweise führten, bei welcher sie der Beine nicht bedurften; sonst hätten sie ja die ihnen ursprünglich eigenen Beine beibehalten können und hätten es dann nicht nötig gehabt, sich nachträglich ihre eigenartigen Fußstummel anzuschaffen, mit deren Hilfe sie ihren langgestreckten Körper vorwärts oder rückwärts ziehen und schieben. Diese „falschen" Beine sind zu zwei Paaren entwickelt, von welchen das vordere dem ersten, das hintere dem letzten Segment angehört. Sie haben die Gestalt ungegliederter Stummel, welche am freien Ende reichlich mit Borsten ausgestattet sind, die ein Abgleiten von der Unterlage verhindern. Da bei den Chironomus-Larven nur ein rückgebildetes Tracheensystem vorhanden ist, welches sich nicht nach außen öffnet, und Tracheenkiemen vollständig fehlen, müssen sie wie die Corethra-Larve durch die Körperhaut atmen. Bei manchen Larven dieser Gattung aber scheint die Hautatmung nicht aus-

zureichen, sei es, daß ihr Chitin zu dick oder ihre Oberfläche zu klein ist: daher haben sich an der Bauchseite nicht weit vom Hinterleibsende entfernt vier zarthäutige Ausstülpungen von ziemlich beträchtlicher Länge gebildet, in welchen ein lebhafter

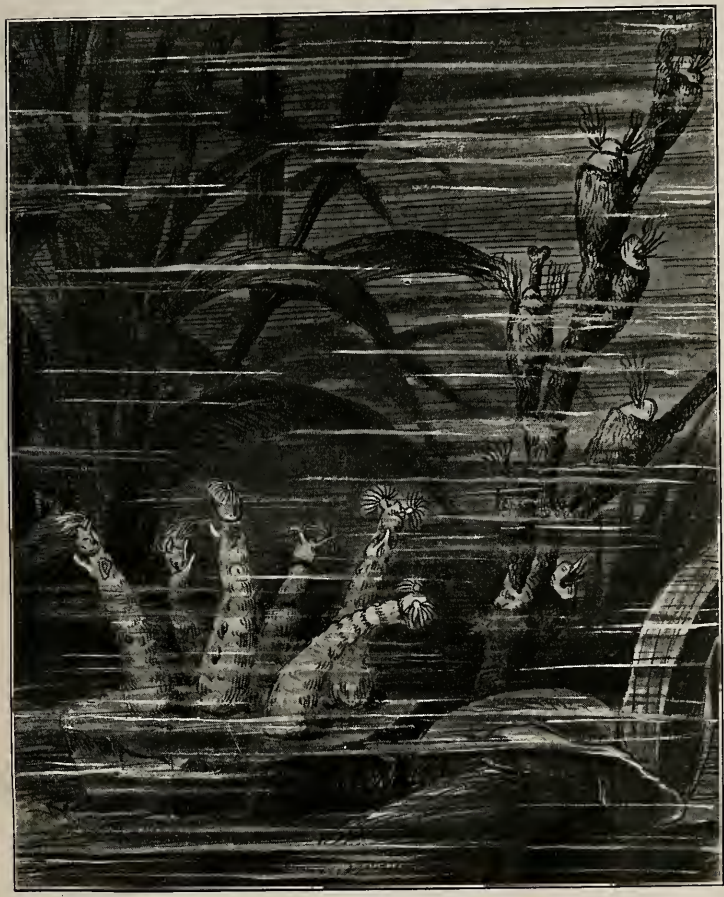

Abb. 16. Larven der Mücke Simulium an einem Stein befestigt.
Originalzeichnung von Baworowski.

Blutstrom beobachtet wurde. Wir werden in diesen Schläuchen nicht Tracheenkiemen, sondern echte Kiemen zu erblicken haben, durch deren Wand das Blut den Sauerstoff aufnimmt und die Kohlensäure abgibt.

In sehr eigentümlicher Weise sehen wir die Simuliumlarven (Fig. 16) sich die Umwelt dienstbar machen und die im Süß-

wasser gegebenen Verhältnisse ausnutzen, welche noch dadurch zu ganz besonderen werden, daß diese Tiere nur in fließendem Wasser leben. Um von dem Strom nicht mitgerissen zu werden, setzt sich die Larve fest, indem sie mit Hilfe ihrer Spinndrüsen ein Gewebe herstellt und sich in diesem mit dem am Hinterleibsende befindlichen Hakenkranz verankert. Um sich bei der so angenommenen festsitzenden Lebensweise, welche übrigens ein Verlassen des einmal gewählten Ortes nicht ausschließt, genügend Nahrung zu verschaffen, muß sie mit ähnlichen Apparaten ausgestattet sein, wie wir sie bei den festsitzenden Meeres- und Süßwassertieren in verschiedenen Formen antreffen: mit beweglichen Anhängen des Körpers, welche schwingend einen Wasserstrom von hinreichender Stärke hervorzurufen vermögen, um der Mundöffnung genug mikroskopische Tiere, Pflanzen und organische Schlammteilchen zuzuführen. Dieser Strudelapparat ist paarig: jederseits neben dem Munde befindet sich ein kurzer Fortsatz, welcher fächerartig angeordnete Chitinborsten trägt. In ihm besitzen die Simuliumlarven ein geeignetes Organ zum Nahrungserwerb, das sie ganz unzweifelhaft erst erworben haben in Anpassung an die festsitzende Lebensweise, welche wiederum durch den Aufenthalt in fließendem Wasser veranlaßt wurde. Die Atmung geschieht hier ausschließlich durch die Haut.

Endlich sei noch eine Fliegenlarve erwähnt, welche durch ihre merkwürdige Gestalt selbst dem Laien aufzufallen pflegt und den bezeichnenden Namen „Rattenschwanzmade" erhalten hat. In diesen Larven (Fig. 17) haben wir die Jugendformen der Eristalis-Arten vor uns, deren schöne, häufig um Doldenblüten schwärmende Imagines nicht die geringste Ähnlichkeit mit ihrer Made haben, wiewohl doch beide ein und dasselbe Individuum sind. Diese Larven findet man in Dunggruben, unsauberen Bedürfnisanstalten oder in kleinen Wasserbecken mit faulschlammigem Grunde nicht selten in größerer Menge beisammen. Der „Rattenschwanz" ist nichts anderes, als die Atemröhre des Tieres, welche erstaunlich lang (bis 15 cm) ausgezogen werden kann und stets an ihrem Ende mit der Atmosphäre in Verbindung bleibt, während sich das Tier in den nahrungsreichen Bodensatz seines Aufenthaltes einwühlt. Außer diesem provisorischen Organ, daß nur bei dieser Lebensweise in wenig tiefen Flüssigkeitsansammlungen entstehen konnte, sehen wir die Eristalis-Larve sich nachträglich wieder mit Beinen ausstatten, deren sie abweichend von anderen Fliegenmaden bedarf, um zu einer für den Nahrungserwerb ausreichenden Ortsbewegung fähig zu sein. Wir finden bei ihr an der Bauchseite sieben Paare solcher falschen Beine, welche die Gestalt kurz und steif be-

borsteter Stummel haben. Sie erinnern an die Stummelfüße des Raupen- und Afterraupen-Abdomens und ähnliche Bildungen, die wir auch bei anderen tertiären Larven antreffen. Mit echten Beinen, wie sie die Insekten ursprünglich besitzen, haben sie nichts zu tun, treten vielmehr als Neuerwerbungen überall da auf, wo der Larvenkörper eine beträchtliche Verlängerung erfahren hat und wo infolgedessen Organe zur Ortsbewegung im Zusammenhang mit der Lebensweise auch am Hinterleib von Vorteil sind, sei es, um ihn zu tragen und zu halten, sei es, um ihn fortzubewegen. Dabei ist natürlich die mit der Kriechfläche in Berührung stehende Bauchseite in erster Linie dem Anreiz zur Ausbildung solcher provisorischer Organe ausgesetzt; wo aber die Larven in zylindrischen Gängen leben, wird auch die Rückseite in beständiger Berührung mit dessen Wand sein und daher können, wie bei den Bockkäfern (Cerambyciden) auf der Bauch- und Rückenfläche höckerige Felder entstehen (Fig. 17), mit deren Hilfe sich das Tier vorwärtsbewegt, wobei sie gegen die Gangwand angestemmt werden und infolge ihrer rauhen Beschaffenheit nicht abgleiten. Ähnlich sehen wir die Larven von Oestrus ovis, welche in den Nasen- und Stirnhöhlen des Schafes leben und zur Ursache der sogenannten falschen Drehkrankheit werden, sich an ihren Wohnort anpassen: sie besitzen auf der Rückenseite der Segmente schwielige Querfelder, die bei der älteren Larve dunkel gefärbt sind, während auf dem Bauch den Segmenten entsprechende Felder entwickelt sind, deren jedes sehr viele nach hinten gerichtete kurze Dornen trägt.

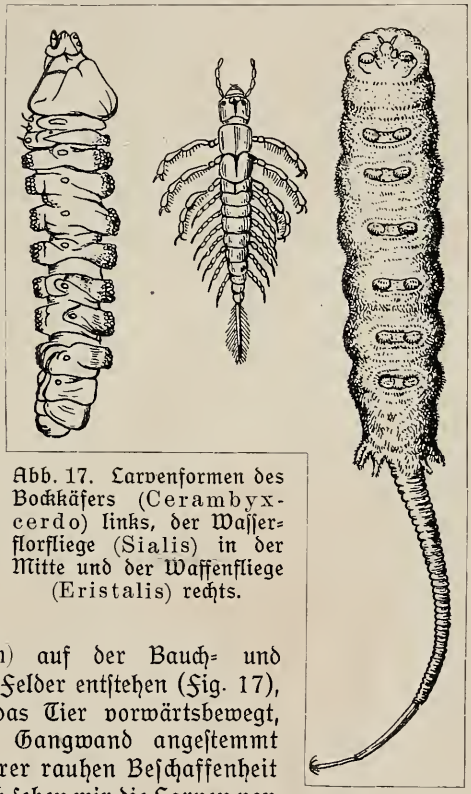

Abb. 17. Larvenformen des Bockkäfers (Cerambyx cerdo) links, der Wasserflorfliege (Sialis) in der Mitte und der Waffenfliege (Eristalis) rechts.

Sehen wir uns nun noch die Wasserlarven der übrigen

Insekten mit vollständiger Verwandlung unter Berücksichtigung ihrer nachträglichen bedürfnismäßigen Umgestaltung an, so finden wir unter den Netzflüglern einige mit wohlentwickelten Tracheenkiemen ausgestattet, welche bei der Sialis-Larve (Fig. 17) zu sieben Paaren dem Hinterleib anhängen und die Form gegliederter Fäden besitzen, weshalb man sie als umgebildete Beine des Abdomens anzusehen geneigt sein könnte. Aber obgleich diese Kiemen aus embryonalen Anlagen ursprünglicher abdominaler Beine hervorgegangen sind, so können sie doch nicht als eine Umbildung entwickelter Beine aufgefaßt werden; denn die entwickelten und funktionierenden Beine haben dem Hinterleib der Vorfahren dieser Larve ebenso gefehlt, wie den Ahnen aller tertiären Larven. Die Kiemen sind daher larvale Neubildungen, welche nur in Abhängigkeit von Beinresten entstanden sind, ohne selbst im stammesgeschichtlichen Sinne umgestaltete (zu Kiemen gewordene) Beine zu sein, das heißt, die Umformung der Beine geschah nicht direkt, sondern erst nach deren Rückbildung legten sich die Kiemen da an, wo sich die Reste noch erhalten hatten.

Recht interessante Anpassungen finden wir schließlich auch bei den Larven der Köcherfliegen (Trichopteren), die ja allgemein als Bewohner von Röhren und Gehäusen bekannt sind, welche sie selbst aus den verschiedensten Materialien herstellen, um unter ihrem Schutz der Nahrung nachzugehen. Diese Larven sind mit Rücksicht auf ihre kauenden Mundteile und die langen, gegliederten Beine der Brust von der ursprünglichen Organisation nicht weit abgewichen, doch spricht sich ihr tertiärer Charakter deutlich im vollständigen Fehlen der Facettenaugen, Fühler und äußerlich sichtbaren Flügelanlagen aus, wodurch wieder die Brustsegmente sich ohne Rücksicht auf die Flügel formen konnten und eine Gestalt erhielten, welche sie den Hinterleibssegmenten wesentlich gleichen läßt. Bei den meisten Arten sind fadenförmige Tracheenkiemen entwickelt (Fig. 18), welche zu Büscheln geordnet oder verzweigt seitlich am Abdomen stehen, übrigens aber in ihrer Anordnung bei den verschiedenen Arten wechseln und am ersten und letzten Segment fehlen. Da die Larve mit dem größten und vor allem dem kiementragenden Teil ihres Leibes in dem Gehäuse steckt, sind die Bedingungen für die Atmung scheinbar nicht sehr günstig; doch ist für den Zutritt des Wassers dadurch gesorgt, daß der Körper des Tieres der Gehäusewand nicht eng anliegt, sondern von ihr durch zwei seitliche und einen rückenständigen Höcker des ersten Hinterleibssegmentes getrennt gehalten werden kann. Der Zwischenraum entspricht der jedesmaligen Länge dieser Höcker, welche vor- und zurückgestülpt

werden können und im vorgestülpten Zustande jedenfalls zugleich dazu dienen, den in die Hülle zurückgezogenen Vorderkörper in

Abb. 18. Larven von Köcherfliegen (Phryganeen) in ihren Gehäusen.
Originalzeichnung von E. Schoch.

dieser festzuhalten. Wie wir diese drei Höcker sicher als Bildungen ansehen können, welche von der Larve erst mit der Gewohnheit erworben wurden, sich mit versponnenen Fremdkörpern

zu umgeben, so steht mit der Erwerbung dieser Gewohnheit auch das Auftreten der am Hinterende entwickelten Hakenborsten in engstem Zusammenhang; denn diese haken sich in die Gehäusewand ein und stellen die feste Verbindung des Tieres mit seiner eigenartigen Wohnung her, so daß es deren Verlust, der ja sonst leicht möglich wäre, nicht zu befürchten hat. Übrigens vermag die Larve diese Verbindung jederzeit zu lösen und wieder herzustellen, wovon man sich am besten durch eigene Beobachtung überzeugen wird.

Die vorstehend nur in einer Auswahl angeführten Fälle haben uns verschiedenartige Anpassungen an das Wasserleben gezeigt, welche die Larve nur nachträglich erworben haben kann und welche unzweifelhaft den Charakter provisorischer Organe besitzen. Natürlich aber stellt nicht nur das Wasser besondere Anforderungen an seine Bewohner, sondern jede Form der Lebensführung wird ihren Einfluß auf das Tier geltend machen müssen, wird es zwingen, sich mit denjenigen Mitteln (d. h. Organen) auszurüsten, welche es instandsetzen, die Umwelt unter den vorgefundenen Bedingungen auszunutzen, das heißt, sich erhaltungsmäßig zu gestalten. Das sollen uns noch einige andere Beispiele unter den tertiären Larven lehren.

Die Raupen der Schmetterlinge besitzen am Abdomen ausgeprägte Stummelfüße, welche man früher als Reste ursprünglich vorhandener Hinterleibsgliedmaßen deutete und somit in dieser Larve eine Form vor sich zu haben glaubte, welche als eine stammesgeschichtliche Vorform der Schmetterlinge angesehen werden könne und sich etwa an die Tausendfüßer oder den Peripatus anschließe. Träfe dies wirklich zu, wäre die Raupe nichts anderes als ein vielfüßiger Vorfahr der Schmetterlinge, so würde man schwer begreifen, wie sie in allen anderen Punkten schon ein Insekt sein könnte und woher sie die Imaginalanlagen habe, die doch mindestens zunächst eine imagoähnliche also primäre oder sekundäre Larve voraussetzen. Daß aber aus den nur als Anlagen ererbten und auch bei dem Raupenembryo nachweisbaren Resten solcher Beine vielfüßiger Vorfahren die falschen Beine oder pedes spurii hervorgegangen sind, kann man sich wohl vorstellen. Sie wiederholen jedoch nicht die Form der Beine der vielfüßigen Ahnen, indem sie diese Reste einfach nachträglich wieder zur Weiterentwicklung brachten, nachdem sie zuerst als äußere Anhänge ganz verschwunden waren, sondern da, wo die embryonalen Reste (Rudimente) erhalten geblieben sind, bilden sich an den naturgemäß nur für sie in Frage kommenden Stellen neue Beine nachträglich aus, welche dem besonderen Bedürfnis, den langgestreckten und ziemlich schweren Körper an der Nährpflanze

festzuhalten, entsprechend organisiert sind. Diese ungegliederten Stummelfüße wären demnach keine Umbildungen schon vorhandener Organe sondern Neubildungen, welche in ihrer Entstehung nur an die vorhandenen Reste einstiger abdominaler Gliedmaßen anknüpften. Sie sind auch ganz anders gestaltet, als die drei Beinpaare der Brust, welche zu schwach sind, um den ganzen Körper genügend festzuhalten, und mehr dazu dienen, die Blätter während der Nahrungsaufnahme so zu halten, daß sie von den Kiefern bequem zerkleinert werden können. Die Stummelbeine befähigen die Tiere nicht nur, viel schneller und weiter zu laufen, als sie es mit alleiniger Hülfe der vorderen drei Beinpaare vermöchten (wie z. B. die Mehlkäferlarve lehrt),

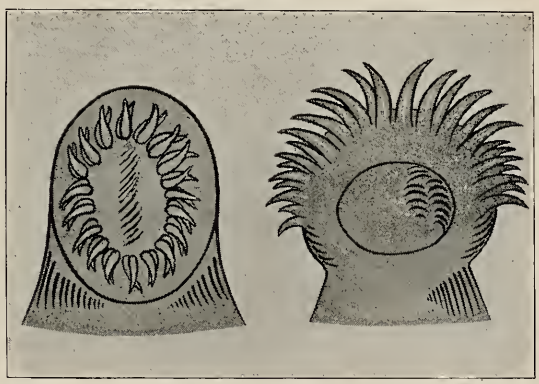

Abb. 19. Afterfuß einer Raupe mit geschlossenem und offenem Hakenkranz.
Nach Eckstein.

sondern sie krallen sich auch fest in das Pflanzengewebe oder eine andere Unterlage ein und verhindern es, daß jeder starke Regen und Windstoß den Körper von der Nährpflanze herabwirft. Sie erweisen sich ferner als ausgezeichnete Kletterorgane, mit deren Hilfe die Larve leicht jede Pflanze zu ersteigen vermag, und stellen alles in allem eine vorzügliche Anpassung an die allgemein bekannte Lebensweise der Raupen dar.

Recht bemerkenswert ist die Tatsache, daß bei den Sackträgerraupen, bei welchen die Stummelfüße als Organe zur Fortbewegung nicht mehr in Frage kommen, weil sie mit dem Hinterleib in dem aus Fremdkörpern hergestellten Sack liegen, nun die Brustfüße, indem sie ausschließlich noch zum Kriechen dienen, infolge ihres stärkeren Gebrauches länger und kräftiger entwickelt sind, als sonst in der Regel bei den Schmetterlingslarven.

Die Bauchfüße des Abdomens sind nicht bei allen Raupen von der gleichen Beschaffenheit. Bei den sogenannten Großschmetterlingen besitzen sie eine zweilappige Sohle, welche längsfaltbar ist und dadurch zum Umfassen der Blätter und Stengel geeignet wird. (Fig. 19.) Nur an den Seiten dieser Sohle sind die schon erwähnten Häkchen entwickelt, welche die Leistungsfähigkeit der Stummelfüße beträchtlich erhöhen. Für die Raupen der „Kleinschmetterlinge" (zu welchen wir auch die Cossiden, Sesiiden u. a. zu rechnen haben) würde diese Fußform unzweckmäßig sein; denn sie leben größtenteils im Innern von Pflanzen oder zwischen zusammengesponnenen Blättern und hätten hier keine Gelegenheit, Sohlen zu verwenden, welche zum Umfassen eines Körpers eingerichtet sind. Daher sind bei ihnen die Häkchen auswärts gekrümmt und zu einem die Sohle umfassenden Kranz geordnet, also derart gestellt, daß sie gegen eine Fläche von größerer Ausdehnung, nicht gegen eine schmale Kante wirken. (Fig. 19.) Dieselben Verhältnisse liegen bei den freilebenden Sackträgern vor, deren Hinterleib in einer Röhre steckt und in dieser von den Kranzfüßen festgehalten wird. — Wenn wir solche Kranzfüße auch bei ganz freilebenden Kleinschmetterlingsraupen vorfinden, so deutet dies darauf hin, daß auch sie ursprünglich im Inneren ihrer Nährpflanze gehaust haben. Sie konnten diese Fußform beibehalten, weil sie auch bei ihrer Lebensweise noch verwendbar war, ganz besonders dann, wenn sich die Tiere an ihre selbstgesponnenen Gewebe anklammern.

Ähnliche Stummelfüße finden wir auch bei den Afterraupen der Blattwespen (Fig. 20), welche ebenso leben, wie die Raupen. Wir sehen hier also, wie das gleiche Bedürfnis bei den Larven zweier ganz verschiedener Ordnungen ähnliche Organe hat entstehen lassen, ein schöner Fall von Konvergenz, der zugleich lehrt, wie das Ähnlichwerden der Larven untereinander ganz und gar ohne Einfluß auf die Imagines bleibt; denn die Blattwespen sind nichts weniger als schmetterlingsähnlich. Daraus wird besonders deutlich, in wie hohem Grade die tertiären Larven in ihrer nachträglichen Umgestaltung von der Organisation der Imago unabhängig sind, was auch beispielsweise die untereinander so sehr verschiedenen Larven der Hautflügler (Hymenopteren) oder der Käfer lehren. Eine nähere Verwandtschaft zwischen den Hautflüglern und Schmetterlingen kann auf Grund der Ähnlichkeit ihrer Larven nicht angenommen werden; denn wenn wir uns auf die Larven verließen, würden z. B. die fußlosen Larven anderer Hautflügler den ähnlich gestalteten mancher Käfer auffallend gleichen und die Hautflügler würden dann zum Teil näher mit den Käfern, zum Teil näher mit den

Schmetterlingen verwandt, also von zwei verschiedenen Insektenstämmen abzuleiten sein, was sich bei der vergleichenden Betrachtung der Imagines als Unsinn herausstellt.

Abb. 20. Imago und Larve von Athalia spinarum.
Original von C. Baworowski-München.

Eine interessante Tatsache mag noch erwähnt werden, weil sie sehr deutlich die Abhängigkeit der Organisation von der Lebensweise erkennen läßt. Während die meisten frei lebenden Blattwespenlarven Stummelfüße besitzen und ähnlich verwenden wie die Raupen, fehlen sie bei den Lyda-Larven, obwohl diese in

ihrer langgestreckten Körperform sich eng an alle anderen Afterraupen anschließen und zweifellos mit ihnen nahe verwandt sind. Man darf wohl annehmen, daß auch sie ursprünglich Stummelfüße besessen haben, sie aber später verloren, weil sie ihrer nicht mehr bedurften; denn sie halten sich während ihres Larvenlebens in einem röhrenförmigen Gespinst auf, welches sie an den Zweigen ihrer Nährpflanze selbst herstellen (Fig. 21) und das zu dicht ist, um selbst den Kot hindurchzulassen, der sich infolgedessen ansammelt und zur Bildung der sogenannten Kotsäcke in ihrer sehr charakteristischen Form beiträgt. Im Innern dieses Gewebes bedarf die Larve der Stummelfüße weder zur Ortsbewegung, die ja nur eine sehr beschränkte sein kann, noch zum Anklammern des Körpers, daher sie verloren gegangen sind und nur die veränderten Nachschieber (d. h. das letzte Paar) sich noch erhalten haben.

Es ist hier nicht möglich, ohne den verfügbaren Raum zu überschreiten, auch nur annähernd vollständig die provisorische Organisation der tertiären Larven darzulegen. Die angeführten Beispiele aber dürften wohl genügen, um zu zeigen, daß die Jugendformen sich den verschiedensten und ganz anderen Bedingungen angepaßt haben, als die sind, unter welchen die Imago lebt, und daß diese Anpassung in der Larvenorganisation aufs deutlichste zum Ausdruck kommt. Wie ungeheuer weit sich hierbei die Larven von ihren Imagines entfernen können, zeigt unter anderen sehr auffallend die Platygaster-Larve, die namentlich in ihren jüngeren Zuständen eine Gestalt annimmt, welche nicht entfernt ahnen läßt, daß aus ihr ein Hautflügler hervorgehen werde. Sie gehören den Ichneumoniden an, jenen Insekten, welche gleich vielen Fliegen ihre Jugendzeit als Parasiten in anderen Insekten durchleben und im Körper ihres Wirtes so seltsame Formen angenommen haben, daß sie einem kleinen Krebs (Cyclops) oberflächlich ähnlicher erscheinen als einem Insekt. Auch den älteren Larvenformen sieht man auf den ersten Blick ihre Zugehörigkeit zu den Insekten nicht mehr an.

In den Platygasterlarven haben wir schon Beispiele vor uns, welche zu der sogenannten Hypermetamorphose überleiten, deren Wesen darin liegt, daß die Larvenstadien desselben Tieres untereinander mehr oder minder verschieden geworden sind. In geringem Maße treten solche Verschiedenheiten zwischen den jüngeren und älteren Larvenstadien sehr häufig auf, so daß man kaum mit Bestimmtheit sagen kann, wo die Hypermetamorphose eigentlich beginnt, wenn man für sie nicht das Pseudochrysalisstadium als charakteristisch ansehen will, das wir noch kennen

lernen werden. So sehen wir beispielsweise die junge Larve des „Nagelflecks" (Aglia tau) das Ei in anderer Gestalt verlassen, als sie für die ältere Larve bekannt ist; denn auf ihrer Rückenseite finden sich an jedem Segment zwei verzweigte grünlich

Abb. 21. Kotsack von Lyda campestris an der Kiefer.
Nach Eckstein, Forstl. Zoologie.

gefärbte Dornen, die jedoch ihrer Kleinheit wegen nur wenig auffallen. Auf dem 1. und 3. Brustsegment aber erfahren diese Rückendornen eine ganz enorme Vergrößerung und erreichen fast die halbe Körperlänge des ganzen Tieres. Ihrerseits wieder bedornt und beborstet, endigen sie mit einer zweizinkigen Gabel, welche gleich der basalen Hälfte lebhaft rot gefärbt ist, während

sich zwischen diese roten Teile eine weiße Partie einschiebt. Außer diesen vier langen Hautfortsätzen finden wir einen ebensolchen unpaaren nahe dem hinteren Körperende und dahinter einen um etwa $^2/_3$ kürzeren als „Schwanzhorn", welchem die weiße Partie fehlt. Welche Bedeutung diese merkwürdigen Dornen für die junge Raupe haben, ob sie von ihr für dies Lebensalter speziell erworben sind oder von ihren Vorfahren ererbt nur noch bei ihr wiederkehren, während früher vielleicht auch die

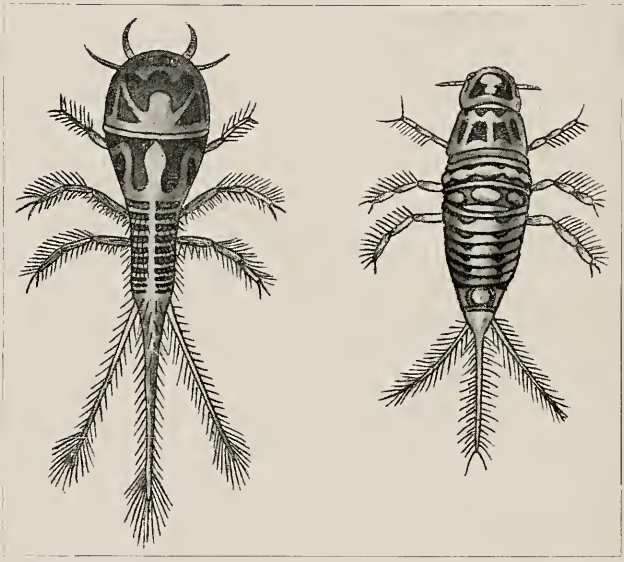

Abb. 22. Frisch aus dem Ei geschlüpfte (links) und erwachsene (rechts) Larve des Schwimmkäfers Pelobius Hermanni F. Schwach vergrößert. Nach Schiödte.

älteren Raupen diese Fortsätze besessen haben, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls aber haben wir hierin ein Beispiel, welches in recht augenfälliger Weise zeigt, daß die Larvenstadien eines Individuums, wenngleich im allgemeinen untereinander nahezu gleich, doch auch in manchen Fällen selbst bei gleicher Lebensführung auffallende Verschiedenheiten aufweisen können. Auch bei einem Wasserkäfer (Pelobius hermanni) hat die erwachsene Larve (Fig. 22) eine auffallend andere Gestalt, als das junge, aus dem Ei geschlüpfte Tier.

In erhöhtem Maße begegnen wir solchen Verschiedenheiten der Larvenstadien da, wo die Jugendform zu verschiedenen Zeiten

auch unter mehr oder minder voneinander abweichenden Verhältnissen lebt. Als Beispiel hierfür sei der Entwicklungsverlauf von Sitaris, einem zu den Meloiden gehörenden Käfer herausgegriffen, welcher als typisch gelten kann und zuerst von Fabre als Hypermetamorphose bezeichnet worden ist. Die jüngste Larve ist sehr beweglich und mit wohlausgebildeten langen Brustbeinen sowie mit langen Fühlern und mit Augen ausgestattet. Sie gleicht in ihrer äußeren Form den Larven, welche wir bei den Lauf-

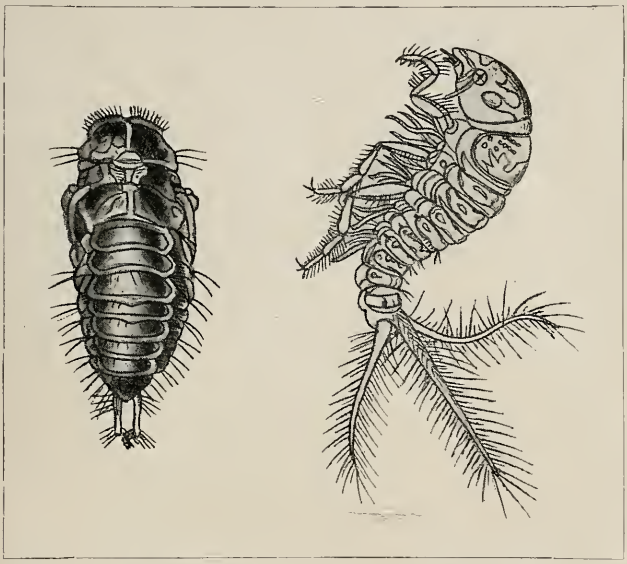

Abb. 22a. Nymphe (links) und erwachsene Larve von Pelobius Hermanni F. (rechts).
Schwach vergrößert. Nach Schiödte.

käfern (Carabiden) und Schwimmkäfern (Dytisciden) antreffen und lebt gleich diesen frei. Diese Larve bedarf ihrer Beweglichkeit und ihrer Sinnesorgane in hohem Grade deshalb, weil sie sich an eine Biene (Anthophora) anklammern muß, (wobei ihr ihre drei Fußklauen, welchen sie den Namen Triungulinus verdankt, die besten Dienste leisten) um von dieser zu ihrer Nahrungsquelle getragen zu werden. Zunächst das Männchen als Transportmittel benutzend, wandert die Larve während der Begattung der Bienen auf das Weibchen über und fällt über dessen Ei her, sobald es in die aus Erde hergestellte Zelle abgelegt worden ist, auf deren Honigvorrat es schwimmt. Für das

sich nun ausschließende aus dem nächsten Häutungsprozeß hervorgehende Larvenstadium sind die Beine überflüssig. Das Tier bedarf jetzt der früheren großen Beweglichkeit nicht mehr, weil es von dem Honigvorrat in der Bienenwabe lebt. Daher werden die Brustfüße stark zurückgebildet, ähnlich wie bei vielen anderen Larven, welche in ihrer Nahrung leben, und der Körper nimmt eine madenartige Gestalt an, wie wir es auch bei den Larven der Hautflügler beobachten, die sich in der Wabe von Honig ernähren. Die Sinnesorgane erfahren ebenfalls eine Rückbildung. — Bei der nächsten Häutung nimmt die Larve die Gestalt der sogenannten Pseudochrysalis an, das heißt die Larvenhaut des zweiten Stadiums umgibt die Larve des dritten Stadiums als Schutzhülle und dieses dritte Larvenstadium überwintert, ohne noch Nahrung aufzunehmen. Es kann mit der echten Puppe durchaus nicht gleichgesetzt werden, daher der Name „Scheinpuppe" (Pseudochrysalis) nicht sehr glücklich gewählt ist und zu Irrtümern führen kann. Sie ist nichts anderes, als ein ruhendes Larvenstadium im Winterschlaf, wie wir es auch bei anderen Insekten antreffen. Daß ihm die alte Larvenhaut als Hülle dient, kann nicht von ausschlaggebender Bedeutung sein; denn wenn dasselbe auch bei den Fliegenpuppen der Fall ist, so ist doch die Puppe als solche durch ganz andere Merkmale gekennzeichnet. — Das letzte Larvenstadium gleicht wieder dem zweiten, was gar nicht sein könnte, wenn die Scheinpuppe ein dem echten Puppenstadium vergleichbarer Zustand wäre. Sie frißt nicht, sondern verpuppt sich alsbald und verwandelt sich in die Imago. — Wenn also die Scheinpuppe nur ein ruhendes Larvenstadium ist, so kommt ihm wohl kaum eine bestimmende Bedeutung für die Hypermetamorphose zu und damit verwischt sich die Grenze zwischen dieser und der vollständigen Verwandlung durch allmähliche Übergänge, indem die Larvenstadien bald mehr, bald weniger voneinander abweichen. Vielleicht zieht man die Grenze am besten so, daß man alle diejenigen Insekten als hypermetamorph bezeichnet, bei welchen mindestens zwei Larvenstadien infolge ganz verschiedener Lebensweise sich auch entsprechend verschieden geformt haben. Wo aber die Larvenstadien trotz gleicher Lebensweise etwas verschieden aussehen (Aglia tau und viele andere) würde man dann nicht von einer Hypermetamorphose sprechen dürfen.

Der Vollständigkeit wegen und um die Vielgestaltigkeit erkennen zu lassen, welche die nachembryonale Entwicklung der Insekten erreicht hat, soll hier noch einer sehr merkwürdigen Entwicklungsform gedacht werden, welche durch Wasmann bekannt geworden und von Heymons als Cryptometabolie be-

zeichnet worden ist. Sie findet sich bei eigenartigen ungeflügelten Fliegen (Termitoxenia), welche in Termitennestern leben, und besteht darin, daß aus den auffallend großen Eiern nicht die Larve, sondern gleich die Imago ausschlüpft, die freien Larvenstadien und die Puppe somit vollkommen übergangen werden. Der ganze nachembryonale Entwicklungsgang der Fliegen ist also hier in das Ei verlegt und damit, zu einem Abschnitt der Embryonalentwicklung geworden, in einer Weise abgekürzt, wie wir es nicht einmal bei den allerursprünglichsten Insekten finden.

Schließlich wollen wir noch einen kurzen Blick auf die innere Organisation der Larven werfen, der uns davon überzeugen soll, daß die veränderte Lebensweise nicht nur die äußere Gestalt des Tieres beeinflußt hat. Als provisorische innere Organe haben wir schon die Spinndrüsen kennen gelernt. Im allgemeinen wird man kaum erwarten dürfen, daß die typischen inneren Organe des Insektenkörpers bei der Larve in ihrer Entwicklung zurückgehalten werden, um durch andere, provisorische ersetzt zu werden. Aber eine Umformung des Darmes und der Tracheen, die wir schon konstatiert haben, mußte natürlich im Anschluß an die veränderten Atmungs- und Ernährungsbedingungen eintreten; und ebenso werden wir von vornherein vermuten dürfen, daß auch das Nervensystem nicht ganz unbeeinflußt geblieben sein kann und am stärksten da umgestaltet sein muß, wo die Larve auch sonst sich am weitesten von ihrer ursprünglichen Gestalt (d. h. von der primären Larve) und damit auch von der Imago entfernt hat.

Den früher schon erwähnten Beispielen für die Umgestaltung des Darms mag noch ein recht instruktives beigefügt werden, welches die Lepidopteren betrifft. Weder der larvale (Fig. 23) noch der imaginale Darm dürften dessen ursprünglichen Bau beibehalten haben. Die Raupe ernährt sich von festen Stoffen, die Imago saugt Flüssigkeiten. Diese verschiedene Ernährungsweise spricht sich schon in der ganz verschiedenen Ausbildung der Mundteile aus. Die Kiefer der Raupe und der Saugrüssel des Schmetterlings sind zu bekannte Dinge, als daß sie an dieser Stelle noch eingehend behandelt werden müßten. Die Raupe besitzt am Vorderdarm eine sehr dehnungsfähige Erweiterung, den Kropf, welcher eine beträchtliche Menge fester Nahrung in sich aufzunehmen vermag. Bei dem Schmetterling dagegen ist dieser Kropf (der fälschlich sogenannte Saugmagen) nur für flüssige Nahrung eingerichtet und hängt dem Vorderdarm als gestielte Ausstülpung an. Bei der Larve hat der umfangreiche Kropf reichlich Platz in dem Brustabschnitt, weil ja die Flugmuskulatur noch fehlt. Diese läßt dagegen bei dem Schmetter-

ling nur einen sehr beschränkten Raum für den Durchtritt des engen Vorderdarms frei, während der gestielte Kropf erst in dem geräumigen Hinterleib genügenden Platz findet und daher in diesen hineingerückt ist. — Der Mitteldarm der Larve hat hohen Anforderungen an seine verdauende Tätigkeit zu genügen und große Nahrungsmassen zu verarbeiten, daher er lang und von sehr weitem Kaliber ist und eine zellenreiche Wand besitzt.

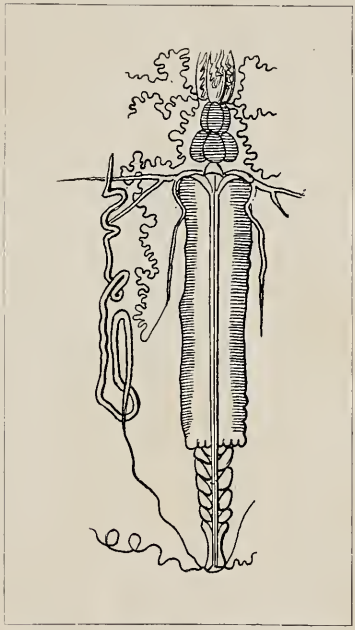

Abb. 23. Darmkanal nebst Anhängen des Kiefernspinners (Dendrolimus pini).
Schwach vergrößert.

Der gleiche Darmabschnitt der Imago ist viel kürzer und enger: erstens, weil der Falter viel weniger (in manchen Fällen überhaupt nichts mehr frißt); zweitens, weil seine flüssige Nahrung viel leichter verdaulich ist. Natürlich bedarf die stark wachsende Raupe, welche noch reichliche Reservestoffe aufspeichern muß, unvergleichlich viel größerer Nahrungsmengen, als der Schmetterling. Auch der Enddarm verhält sich bei dem jungen und fertigen Tier verschieden.

Von ganz besonderem Interesse ist das Verhalten des Nervensystems in vielen Fällen nicht nur dadurch, daß es bei der Larve wesentlich anders aussieht, als bei der Imago, sondern vor allem indem seine Form bei der Larve ganz unzweifelhaft erkennen läßt, daß wir seine ursprünglichere Gestalt nicht mehr bei der Jugendform sondern bei der Imago antreffen, nachträglich stärker verändert das larvale Nervensystem also worden ist, als das imaginale. Das wird aus Folgendem klar werden.

Ursprünglich gehört zu jedem Körpersegment ein doppelter Nervenknoten, doch ist die Anzahl derselben bei allen Insekten geringer, als die Anzahl der Segmente, weil Verschmelzungen eintreten, welche mindestens die hinteren Teile des Nervensystems betreffen, daher die letzten Hinterleibssegmente keine Nervenknoten mehr enthalten. (Vgl. Bild 24.) Nachträglich können dann noch weitere Verschmelzungen stattfinden und diejenige Form

des Nervensystems hat sich von der ursprünglich reich gegliederten Bauchkette am weitesten entfernt, welche nur noch einen Nervenknoten der Bauchkette besitzt. Dieser stellt dann das Verschmelzungsprodukt mehrerer ursprünglich getrennter Doppelknoten dar. Wir werden nun erwarten dürfen, daß im allgemeinen die Bauchkette der Jugendformen reicher gegliedert (also ursprünglicher gestaltet) ist, als die des fertigen Tieres, und das trifft auch in der Regel zu, wofür als Beispiel Bibio hortulanus (Fig. 24) dienen möge. Jedoch auch der umgekehrte Fall kann

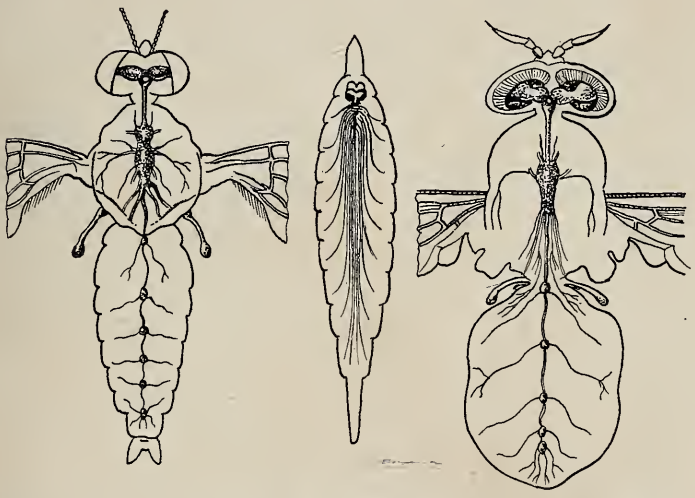

Abb. 24. Nervensystem einer erwachsenen Fliege (Bibio hortulanus) links — der Larve (in der Mitte) — und der Imago (rechts) von Stratiomys longicornis.

eintreten und zeigen, daß die Nervenkette bei der Larve nachträglich stärker verändert sein kann, als bei der Imago. Das lehrt uns z. B. eine andere Zweiflüglerart (Stratiomys longicornis), bei welcher die Nerven für die einzelnen Körperabschnitte der Larve aus einer gemeinsamen zentralen Masse entspringen, welche weit vorn liegt, während das Nervensystem der Fliege außer dem gesonderten Gehirn einen dem Thorax angehörigen und fünf abdominale Nervenknoten aufweist. (Abb. 24.)

Die weitgehende Verschiedenheit zwischen der tertiären Larve und ihrem fertigen Zustand, welche aus dem Vorstehenden schon hinreichend klar geworden sein dürfte, wird durch ein schönes Experiment von Fabre in ganz besonders helles Licht gestellt. Er setzte Larven und Imagines verschiedener Käfer und Schmetter-

linge dem Stich des Skorpions aus und fand, daß die Larven durchweg dem Gift widerstanden und sich unbeeinträchtigt weiter entwickelten, während die fertigen Insekten unweigerlich der Vergiftung erlagen, gleichgültig, ob sie als Larven schon einmal gestochen waren oder nicht. So groß also ist die Kluft zwischen zwei Formen desselben Tieres geworden, daß sie in ihrem Verhalten gegen dasselbe Gift ganz voneinander abweichen. — Dasselbe Experiment nahm dann Fabre mit den primären Larven verschiedener Geradflügler und deren erwachsenen Zuständen vor: sie erlagen beide dem Gift und verhielten sich somit ebenso wie die Imagines der Insekten mit vollständiger Verwandlung, welchen sie also auch nach diesem Versuch näher stehen, als den tertiären Larven, während selbstverständlich ein Unterschied so weitgehender Art zwischen den primären Larven und ihren Imagines nicht festgestellt werden konnte. Auf die sekundären Larven hat Fabre seine Versuche nicht ausgedehnt; man wird vermuten dürfen, daß sie sich wie die primären verhalten werden. — — —

Fassen wir das Gesagte unter Berücksichtigung der Tatsache, daß die Larven noch keine entwickelten Geschlechtsorgane zu besitzen pflegen, zusammen, so ergibt sich folgende Charakteristik der tertiären Larven: sie stimmen im Besitz der provisorischen Organisation überein mit den sekundären Larven und haben, indem sie eine andere Lebensweise annahmen, als die fertigen Tiere, ihren Körper den neuen Bedürfnissen entsprechend nachträglich umgestaltet. Mit Rücksicht hierauf sind sie keine stammesgeschichtlich verwertbaren Vorfahren der Imaginalformen. Haben die Jugendformen somit einen vorwärtsschreitenden Entwicklungsgang eingeschlagen, welcher sie von dem ursprünglich zur Imago führenden weit abführte und sie zu tertiären Larven werden ließ, so konnte dies am vollkommensten da geschehen, wo der ursprüngliche nachembryonale Entwicklungsgang zurückgehalten und vorläufig unterbrochen wurde; denn die Entwicklung konnte nicht gleichzeitig eine Imago und die von ihr grundverschiedene Larve zur Vollendung bringen. Es erfolgte daher in demselben Maße eine Verlangsamung in der Ausbildung imaginaler Organe (Haut, Flügel, Beine, Facettenaugen u. s. f.), als eine Weiterbildung provisorischer Organe stattfand, oder anders ausgedrückt: Indem die imaginalen Organe schließlich nur noch in Gestalt der Imaginalscheiben erhalten blieben, gewannen die profisorischen Organe Gelegenheit sich auszubilden.

Vergleichen wir die sekundären Larven mit den tertiären, so müssen wir den Ursachen auf die Spur kommen, aus welchen

die ersteren ohne, die letzteren nur unter Vermittelung einer Puppe in die Imago übergehen. Damit läge dann der Unterschied zwischen Insekten mit vollständiger und unvollständiger Verwandlung nicht eigentlich in dem Puppenstadium, sondern in der Verschiedenheit der Larven, die wir deshalb genau prüfen müssen.

Bei den sekundären Larven schreitet die Ausbildung der imaginalen Gestalt Schritt für Schritt mit jeder Häutung vorwärts, die Verwandlung während der letzten Häutung umfaßt daher nur wesentlich die Vollendung der fast schon erreichten Imaginalform und die Umbildung oder Abstoßung der provisorischen Organe. Bei den tertiären Larven dagegen ruht die Vorwärtsentwicklung zur Imago während der ganzen Larvenperiode, die Verwandlung umfaßt daher bei ihnen: 1. die Nachholung der stehengebliebenen Entwicklung zur Imago und 2. die Umbildung oder Zerstörung der provisorischen Organe. In dem zweiten Punkte stimmen tertiäre und sekundäre Larven wesentlich überein, er kann also das Auftreten eines Puppenstadiums auch bei den Insekten mit tertiären Larven nicht veranlaßt haben, da ein solches nie auf die gleichfalls provisorisch organisierten sekundären Larven folgt. Mithin käme als Ursache für das Vorhandensein einer Puppe nur noch das Stehenbleiben der Entwicklung zur Imago in Frage; dieses ist es ja in erster Linie, welches dahin führt, daß die tertiären Larven von ihren Imagines so grundverschieden werden, daß man an ihnen die ursprüngliche, imagoähnliche Organisation nicht mehr erkennt im Gegensatz zu den primären und sekundären Larven, welche ihrer Imago stets in höherem oder geringerem Grade ähnlich bleiben, bei welchen jedoch die Ausbildung provisorischer Organe auch stets unter der Voraussetzung erfolgt, daß die imaginalen noch nicht voll entwickelt sind. Die Anforderung, aus der Larve zur Imago zu werden, ist demnach bei der tertiären Larve dadurch ganz erheblich gesteigert, daß die genannte stehengebliebene Entwicklung (soweit ihr die Aufgabe zufällt, die Imaginalform zu schaffen) bei der Metamorphose nachgeholt werden muß. Indem hierzu noch die Rück- oder Umbildung der provisorischen Organe tritt, wird die Metamorphose zu einem gleichzeitig fort- und rückschreitenden Entwicklungsprozeß: die Imaginalform, welche durch die provisorische Organisation unterdrückt war, tritt in demselben Maße hervor, wie die provisorische Organisation zurückgeht. Die Prozesse der fort- und rückschreitenden Entwicklung sind derart kompliziert, daß es der Larve nicht mehr gelingt, die definitive Form, also die Imago im Anschluß an nur eine einzige Häutung

herzustellen; daher tritt eine vermittelnde Form als Puppe auf, welche zwar schon eine imaginale Form aber noch keine vollendete Imago ist und insofern an das letzte Larvenstadium der tertiären und sekundären Larven erinnert, sowie an die Subimago der Eintagsfliegen. Stammesgeschichtlich aus diesen hervorgegangen, ist ihnen die Puppe dennoch nicht mehr vollkommen gleichzusetzen. Um dies nachzuweisen, wollen wir uns das Puppenstadium etwas eingehender betrachten.

Sehen wir uns etwa eine Käferpuppe näher an, so können wir keinen Augenblick darüber im Zweifel sein, in ihr eine Imaginalform vor uns zu haben. Ihre gesamte Körperform gleicht der der Imago, die bei der Larve äußerlich nicht sichtbaren Flügel sind als Anhänge des zweiten und dritten Brustsegmentes deutlich entwickelt, die Beine und Mundgliedmaßen der Imago sind, wenn auch noch nicht fertig ausgebildet, doch schon in einer Gestalt vorhanden, wie wir sie bei der Imago, nicht aber bei der Larve wiederfinden. Dagegen ist die larvale Organisation bei der Puppe bis auf geringe Reste verschwunden, wenn wir das Tier nur äußerlich betrachten. Die Umformung der inneren Organe und deren teilweise Auflösung nimmt dagegen längere Zeit in Anspruch. Der Übergang zur Puppe bedeutet also jedenfalls einen sehr weiten Schritt vorwärts in der Richtung auf die Imago zu und einen nicht minder starken Schritt rückwärts, indem die erworbene larvale Organisation verschwindet, weil sie dem Insekt ihre Dienste geleistet hat und für die Aufgaben überflüssig geworden ist, welche des Tieres am Schluß seines Lebens noch harren: für die Fortpflanzung, die Begattung und Eiablage. — Auch bei der Schmetterlingspuppe vermögen wir schon die Beine, Flügel und Mundteile (ja äußerlich schon das Geschlecht) zu erkennen, wenngleich darum nicht so deutlich, weil hier die Körperanhänge gleich nach dem Ausschlüpfen aus der Larvenhaut mit dem Körperstamm verklebt werden, nachdem sie anfangs frei abstanden, wie bei den Puppen der Käfer und anderer Insekten. Gegenüber der weitgehenden Imagoähnlichkeit der Schmetterlingspuppe treten die Reste larvaler Organisation ganz zurück. Nur bei genauer Betrachtung findet man noch längs der Bauchseite des Hinterleibes zwei parallele Reihen von schwachen Andeutungen der larvalen Stummelfüße. Die Beispiele für die Nachweisbarkeit larvaler Organe bei der Puppe werden sich bei einiger Aufmerksamkeit noch vermehren lassen. Es wird jedoch zugegeben werden müssen, daß diese dürftigen Reste uns nicht berechtigen, in der Puppe eine letzte Larvenform zu erblicken etwa wie die letzte der Imago vorausgehende sekundäre Larve, die ja noch

wohl entwickelte provisorische Organe besitzt. Vielmehr ist die Puppe schon mit der letzten primären Larve, die fast schon eine Imago ist und am besten noch mit der Subimago zu vergleichen, die jedoch durch ihre Flugfähigkeit und hinsichtlich der inneren Verwandlung wieder der Imago um einen Schritt näher steht, als die Puppe. Um das Wesen der Puppe ganz zu erfassen, werden wir uns über die Vorgänge klar werden müssen, welche sich während der Metamorphose abspielen.

Nur in ganz seltenen Fällen wird schon die Larve fortpflanzungsfähig und hat es dann nicht mehr nötig, die Gestalt und Organisation der Imago anzunehmen. Bei der weit überwiegenden Mehrzahl der Insekten ist dagegen die Larve noch nicht geschlechtsreif und besitzt die Geschlechtsorgane nur in den Anlagen. Diese auszubilden und ihnen ihre definitive funktionsfähige Form zu geben, ist eine Aufgabe, der sich das Insekt während der Metamorphose unterzieht.

Wo Organe der Larve, wie zum Beispiel häufig die Mundteile, eine ursprünglichere Beschaffenheit bewahrt haben oder in manchen Fällen auch vielleicht nur scheinbar besitzen, müssen sie in die imaginale Form übergeführt werden, um den andersartigen jetzt an sie herantretenden Anforderungen zu genügen. Das gleiche gilt für diejenigen larvalen Körperteile, welche sich bei der Jugendform nachträglich umgestaltet hatten und wie die Saugzangen der früher besprochenen Käfer- und Netzflüglerlarven gegenüber den kauenden Mundteilen ihrer Imagines höher spezialisiert sind. Ferner erweist sich die Metamorphose nicht nur als umbildender, sondern vor allem auch als fortbildender Prozeß dadurch, daß die Imaginalanlagen jetzt erst die imaginalen Organe aus sich entstehen lassen und schließlich zur definitiven Ausbildung bringen. Gerade dieser Vorgang ist für die vollkommene Metamorphose in höchstem Grade charakteristisch und bedeutet nichts anderes, als eine Rückkehr zu dem ursprünglichen geraden Entwicklungswege, welcher nun in einem Zuge zurückgelegt wird und nicht stufenweise erfolgt, wie bei den Insekten ohne vollständige Verwandlung. Dabei gewinnt auch das Tier die endgültige Gestalt seines Körperstammes, welche wir durch die Hemmung der Entwicklung imaginaler Organe, vor allem der Flügel, und durch die Ausbildung provisorischer Verhältnisse bei der Larve in so hohem Grade beeinflußt sahen. — Als rückschreitenden Vorgang erkennen wir dagegen die Entwicklung während der Metamorphose daran, daß die von der Larve neu erworbenen Organe verschwinden. Schließlich wird die Verwandlung noch dadurch kompliziert, daß bei der Puppe provisorische Organe auftreten können, welche bei der Häutung

zur Imago wieder abgeworfen werden müssen. Wir werden solche weiterhin noch kennen lernen.

Alle diese mehr oder minder tiefgreifenden Umformungen, Aus- und Neubildungen kennzeichnen die vollständige Metamorphose und stempeln die Puppe zu einer Imaginalform ganz besonderer Art, wie sie uns bei keinem anderen nachembryonalen Entwicklungsgang unter den Insekten wieder begegnet. Da aber dieses Puppenstadium durchaus die tertiäre Larve voraussetzt, da nur diese zum Übergang in die definitive Gestalt des vermittelnden Puppenstadiums bedarf, ist die vollkommene Metamorphose nicht in erster Linie durch die Puppe, sondern durch die tertiäre Larve bestimmt und gerade durch diejenigen Eigentümlichkeiten derselben, welche uns berechtigten, sie von den primären und sekundären Larven zu unterscheiden.

Wir wollen jetzt versuchen, uns in großen Zügen eine Vorstellung davon zu machen, wie die vollständige Verwandlung stammesgeschichtlich entstanden ist. Zuerst verließen die jungen Larven das Ei in einem Zustande, welcher der Imago wesentlich gleich war, ohne doch schon ganz am Ziel der Entwicklung zu stehen, dem sie sich nun während des nachembryonalen Lebens im Anschluß an die Häutungen stufenweise näherten, um es auf geradem Wege zu erreichen. Diese primären Larven führten dieselbe Lebensweise wie die erwachsenen Tiere, nur waren sie noch nicht geschlechtsreif. — Dieser einfache und gerade Entwicklungsgang, der noch nicht unter den Begriff der Metamorphose fällt, erlitt bei anderen Insekten dadurch eine Störung, daß die Jugendform sich an eine andere Lebensweise gewöhnte, während die Imago die ursprünglich auch von der Jugendform geführte Lebensweise beibehielt (oder nach einer anderen Richtung hin änderte, als die Jugendform). Indem sich die Jugendformen in Anpassung an ihre Lebensweise umbildeten und provisorische, nur für sie verwendbare Organe entstehen ließen, wurden sie zu sekundären Larven, ohne daß zunächst der gerade Entwicklungsweg verlassen werden mußte; denn während die provisorische Organisation sich ausbildet, geht neben ihr her die schrittweise Fortentwicklung zur Imago und die Metamorphose ist hier noch nichts anderes, als die Umbildung oder Abstoßung provisorischer Organe und eine geringe Ummodellierung des Körperstammes (z. B. Aeschniden). — Aus diesen sekundären Larven gingen dann die tertiären hervor: die für die Jugendform nicht mehr verwendbaren Organe der Imago wurden teils umgebildet, teils in der Weiterbildung zurückgehalten; die larvale provisorische Organisation herrscht derart vor, daß von einer gleichzeitigen stufenweisen Fortentwicklung zur Imago gar

nicht mehr die Rede sein kann. Der ursprüngliche Entwicklungsgang ruht während der ganzen Larvenperiode und wird erst an deren Schluß wieder aufgenommen und zu Ende geführt.

Hierin sehen wir eine allmähliche stammesgeschichtliche Entstehung der nachträglich umgestalteten Larven von der primären zur sekundären und weiter zu der tertiären. Damit nun die tertiäre Larve zur Imago werden konnte, mußte bei ungestörtem Eintritt ontogenetischer Wiederholung stammesgeschichtlicher Vorgänge eigentlich stufenweise die larvale Organisation in demselben Maße zurückgehen, wie die imaginale sich ausbildete, das heißt es mußten Zwischenstufen zwischen der Larve und der Imago auftreten, welche etwa die Eigenschaften der sekundären Larven zeigen würden. Diese Wiederholung sehen wir indessen aus Zweckmäßigkeitsgründen so stark gekürzt, daß nur eine dieser Zwischenformen sich noch erhalten hat, die Puppe. Aus dieser Betrachtung ergibt sich gleichzeitig, daß die Larven (sekundäre und tertiäre) später entstanden sind, als die Imagines, und sie lehrt uns verstehen, wie ein Jugendstadium auftreten kann, aus welchem zwar bei der Entwicklung des Individuums die Imago hervorgeht, das aber niemals stammesgeschichtlich der Vorfahr der Imago gewesen ist, mithin den Insektenahnen viel ferner stehen kann, als die Imago.

Man hat vielfach bei der Kennzeichnung der Puppe besonderen Wert darauf legen zu müssen geglaubt, daß dieses Stadium weder zur Ortsbewegung noch auch zur Nahrungsaufnahme fähig ist. Diese Eigenheiten folgen aber mit Notwendigkeit aus dem Wesen der Puppe, in und an welcher sich die oben geschilderten Vorgänge abspielen, die leicht begreiflicherweise die Ortsbewegung und die Aufnahme und Verarbeitung der Nahrung unmöglich machen. Aus demselben Grunde, aus welchem die Larve während der Häutung diese Tätigkeit unterbricht, sehen wir auch die Puppe ruhen. Weil der Darm (Vorder- und Enddarm) sich mithäuten und der Mitteldarm tiefgreifenden Umgestaltungen unterworfen ist, kann er bei der Puppe unmöglich Nahrung verdauen. Dies allein schon würde genügen, um zu verstehen, weshalb die Puppe nicht umherwandert; denn ein Tier ohne Geschlechtsreife und ohne die Fähigkeit zu fressen, hat keine Veranlassung den Ort zu wechseln, um so weniger dann, wenn dieser so sorgfältig ausgewählt ist, wie die Puppenwiege. Aber es kommen noch andere Umstände dazu, welche die Ortsbewegung nicht nur überflüssig, sondern, wenn auch nur für eine bestimmte Zeit, ganz unausführbar machen: zunächst die Auflösung und Neubildung der Muskeln; ferner wird hierbei auch die Umwandlung des Nervensystems eine Rolle spielen,

welches während seiner Umbildung kaum imstande sein dürfte, einem umherwandernden, fressenden und verdauenden Tiere seine nicht zu entbehrenden Dienste zu leisten. Die „Ruhe" des Puppenstadiums hat daher nur symptomatischen Wert, denn sie ist nur das äußere Zeichen für die sie bedingenden inneren Vorgänge. Die Larve hat schon durch reichliche Ansammlung von Reservenahrung in ihrem umfangreichen Fettkörper vorgesorgt, daß die Puppe während ihrer Nahrungsenthaltung nicht verhungert.

Da die Puppe uns als ein besonderes Stadium begegnet, welchem eine ganz bestimmte Bedeutung bei der Metamorphose zukommt, so hat sie auch wie die Larve und die Imago ihre eigenen Bedürfnisse, welche sie in mannigfaltiger Weise befriedigt. Wir wollen hier nicht darauf eingehen, wie schon die Larve für den künftigen Puppenzustand sorgt, einen Kokon spinnt, sich an einen geschützten oder sonst günstige Verhältnisse darbietenden Ort begibt u. s. f.; uns interessieren hier wesentlich nur die Organe, welche sich die Puppe unabhängig von der Larve und der Imago erworben hat und die wir als provisorische Puppenorgane bezeichnen wollen, weil sie nur für dieses Stadium Wert besitzen, nur von ihm ausgebildet sein können und allen anderen Entwicklungszuständen fehlen. Sie zeigen mindestens ebenso auffallend wie die provisorischen Larvenorgane, daß sich der Organismus auf jeder beliebigen Entwicklungsstufe mit der ihm eigenen Plastizität so zu gestalten vermag, daß er sein Leben erhält, indem er seine Bedürfnisse durch selbstgeschaffene Mittel befriedigt.

Bei den Puppen ist ganz allgemein die Haut von einer Beschaffenheit, welche mit der der Larve und Imago nicht übereinstimmt. Das gleiche gilt für die Hautanhänge. Wenn wir auch z. B. einzusehen vermögen, warum die Körperdecke der Schmetterlingspuppen eine weder der Larve noch der Imago zukommende Härte besitzt, durch welche dieser empfindliche Zustand des Überganges sehr gut geschützt wird, besonders da, wo er sehr lange währt und den Winter überdauert, so sind wir doch in sehr vielen Fällen noch nicht in der Lage, die Zweckmäßigkeit zahlreicher Eigenarten in der Beschaffenheit der Haut und ihrer Anhänge zu erkennen. Immerhin begegnen uns aber doch manche wundervolle unserem Verständnis zugängliche Anpassungen, von denen einige erwähnt sein mögen.

Untersucht man die Puppe des Weidenbohrers (Cossus cossus), so findet man auf der Rückenseite der vorderen Segmente des Hinterleibes je zwei, auf den hinteren Segmenten je einen Halbring von kräftigen kurzen Dornen, welche sich am hinteren Leibesende zu einem Ring schließen und sämt-

lich nach hinten gerichtet sind. Ähnlichen Bildungen begegnen wir auch bei Zeuzera pyrina, Phragmatoecia arundinis, Hepialus und anderen. Alle diese Tiere verpuppen sich im Inneren ihrer Nährpflanze, in welcher die Larve Gänge bohrt. Da nun das Ausschlüpfen des Falters in dem Fraßgang auf Schwierigkeiten stößt, muß die Puppe imstande sein, sich soweit herauszuarbeiten, daß der Schmetterling nicht gefangen bleibt, und hierzu besitzt sie in ihrem beweglichen mit Dornen ausgestatteten Hinterleib ein ausgezeichnetes Mittel, von dessen vortrefflicher Wirkung man sich überzeugt, wenn man eine dieser Puppen (natürlich lebend) in die leicht geschlossene Hand nimmt.

Recht verschieden gestaltete provisorische Bildungen findet man auch am Hinterende der Schmetterlingspuppen. Bald dienen sie dazu, als einfache oder paarige Griffel sich gegen die Unterlage zu stämmen und dem Tier unter Bewegung des Hinterleibes die Möglichkeit zu geben, seine Lage oder auch in beschränktem Maße seinen Platz zu wechseln; bald nehmen sie die Form von Häkchen an, welche sich fest in dem Gewebe des Kokons verankern und nicht nur die Puppe in diesem festhalten, sondern namentlich auch deren Haut, die Exuvie, wodurch das Auskriechen des Falters sehr erleichtert wird. Hier seien nur einige wenige Beispiele herausgegriffen, die sich jeder leicht beschaffen und nachuntersuchen kann. Die Puppe des großen Schwammspinners (Lymantria dispar) besitzt einen ziemlich langen hinteren Zapfen, welcher reichlich mit längeren und kürzeren Chitinhäkchen ausgestattet ist. Ganz ähnliche Bildungen hat die nahe verwandte Nonne (L. monacha). Beide Puppen sind nur durch ein sehr lockeres Gespinst gehalten, in welchem sie jedoch vermöge ihrer Häkchen so fest hängen, daß man oft die Exuvien noch nach einem Jahre an ihrer Stelle haftend findet. — Der Kiefernspinner (Dendrolimus pini) zeigt im Puppenstadium ein stumpfes, reichlich mit kurzen starren Borsten besetztes Hinterende; die Borsten krümmen sich zum Teil zu sehr kleinen Häkchen, welche das Tier und später seine Haut im Gewebe des Kokons festhalten. — Das braune Ordensband (Pseudophia lunaris) besitzt zwei besonders lange endständige und daneben einige kleinere zierlich gebogene Chitinstäbchen, welche an die Krücke eines Spazierstockes erinnern und in ähnlicher Form bei den Ordensbändern der Gattung Catocala und bei dem Stachelbeerspanner (Abraxas grossulariata) wiederkehren. — Bei der Puppe der Ahorneule (Acronycta aceris) finden wir am Hinterende einen stumpfen, in der Mitte geteilten Höcker mit zwei Gruppen von je fünf am Ende feinhakig gebogenen starren Fortsätzen. — Bei der Kupferglucke (Gastropacha quercifolia) ist das Endsegment dicht mit

kurzen, steifen Borsten besetzt, bei der großen Bandeule (Agrotis pronuba) trägt es einen zweispitzigen Aftervorsprung und bei dem Kamelspinner (Lophopteryx camelina) umstehen das Ende des Aftergriffels kurze, divergierende Dornen, daher er fast an einen Morgenstern erinnert. —

An dem ersten Brustsegment der Puppe unseres größten Wasserkäfers (Hydrophilus piceus) sehen wir jederseits des Kopfes dem Vorderrande drei lange, gebogene Borsten entspringen Das Tier ruht derart in seiner unterirdischen Puppenhöhle, daß sich der Körper einerseits auf diese Fortsätze, andererseits auf zwei lange gegliederte Anhänge des Hinterleibsendes stützt und so gleichsam in der Schwebe gehalten wird, ohne mit dem übrigen Körper den Boden zu berühren. Man hat sich dies eigenartige Verhalten so erklärt, daß bei der Lage der Puppenwiege nicht fern vom Ufer bei hohem Wasserstand Wasser in diese eintreten könne, über dessen Spiegel die Puppe durch die erwähnten Fortsätze emporgehalten werde. Daß diese Auffassung das Richtige treffe, wird man wohl bezweifeln dürfen. Jedenfalls besitzt die Puppe in ihren gebogenen Borsten ihr eigentümliche Organe, welche also mit ihren besonderen Bedürfnissen in irgendwelchem Zusammenhang stehen müssen. —

Die Hirschkäferpuppe besitzt zwei im männlichen Geschlecht ganz besonders lange seitliche Fortsätze des Hinterleibsendes, welche außen eine feine Spitze tragen und in ganz ähnlicher Form bei dem Maikäfer auftreten, ohne in beiden Fällen der Larve oder Imago eigen zu sein. Die Mehlkäferpuppe (Tenebrio molitor) verfügt über jederseits sieben breite, an der Außenkante gezähnte Seitenfortsätze der Hinterleibssegmente, welche dem Käfer und der Larve vollständig fehlen. —

Auf dem Rücken des ersten Brustsegmentes der Stechmückenpuppe erheben sich zwei Anhänge, welche dem Tracheensystem dieses Entwicklungszustandes die Atemluft zuführen, die an der Oberfläche des Wassers aufgenommen wird. Diese Atemröhren sind der Puppe sicher nicht von der Larve übermittelt worden, denn bei dieser münden die Tracheen an einem Fortsatz des hinteren Körperendes; auch der Imago fehlen sie natürlich, stellen also unzweifelhaft spezielle provisorische Organe der Puppe dar. Nun könnte man meinen, daß es doch zweckmäßiger wäre, wenn die Puppe einfach die Atemröhre der Larve beibehielte. Damit jedoch die Mücke bei dem Ausschlüpfen nicht unter das Wasser gerät, sondern gleich auf dessen Oberfläche und an die Luft, muß die Puppe eine ganz andere Lage im Wasser einnehmen, als die Larve, welche diesem ihre Nahrung entnimmt. Die Stelle der Puppenhaut, an welcher der Riß entsteht, der

dem ausgebildeten Insekt das Auskriechen gestattet (Fig. 25), muß dem Wasserspiegel am nächsten liegen; das gleiche gilt auch für die Atemröhren, daher werden sie bei der Puppe an die einzig geeignete Stelle verlegt. — Auch die Ruderflosse am Ende des Puppenabdomens ist der Bewegungsart des Hinterleibes entsprechend gestaltet und eine provisorische Bildung.

Bei der Corethrapuppe (Fig. 10) finden wir ebenfalls eine Flosse am Leibesende, welche zur Bewegung dient, und zwei

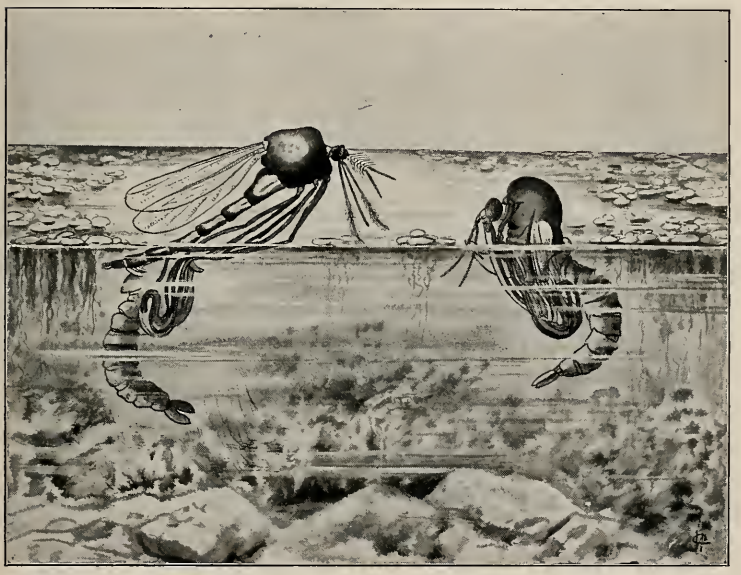

Abb. 25. Zwei Nymphen der Stechmücke (Culex nemorosus) im Begriff aus den Häuten der Nymphe zu schlüpfen.
Schwach vergrößert. Originalzeichnung von C. Winkler.

Anhänge an der Rückenseite der Brust als Tracheenkiemen. Vielleicht sind diese erst aus ähnlichen Atemröhren hervorgegangen, wie sie die Culexpuppe besitzt, als die Larven und Puppen von der Luftatmung zur Wasseratmung übergingen. Die Chironomus-Puppe endlich schwimmt nicht mehr frei umher, sondern steckt im Schlamm, aus dem nur ihre provisorischen Atmungsorgane hervorragen. Sie haben die Gestalt zahlreicher fadenförmiger Tracheenkiemen, welche beiderseits am ersten Brustsegment entspringen. Die starke Füllung der Tracheen mit Luft läßt schließlich auch diese Puppe an die Oberfläche emporsteigen, weil nur hier das Ausschlüpfen der Mücke erfolgen

kann. Zahlreiche Tracheenkiemen besitzt auch die Simuliumpuppe (Fig. 16), welche in ihrem von der Larve gesponnenen Kokon unter Wasser liegt. In beiden Fällen haben wir provisorische Puppenorgane vor uns, welche beweisen, daß auch die Puppe sich selbständig zur Befriedigung ihres Atembedürfnisses mit entsprechenden Mitteln ausstatten kann. Da diese Tiere, wie wir gelegentlich der Besprechung der Larve schon sahen, nur in fließendem Wasser leben, ist auch die Puppe durch besondere Dornen und Haken der Körperhaut, welche sich in den Kokon einhaken, davor geschützt, aus ihrer Hülle gespült zu werden.

Die Puppe von Ptychoptera hat, obwohl selbst auf dem Schlamm ihres Wohnortes liegend, die Atemröhren beibehalten, jedoch erheblich umgestaltet. Von den beiden Fortsätzen bleibt der eine kurz und scheinbar funktionslos, während der andere sich so lang auszieht, daß er die Körperlänge des Tieres um das Doppelte übertrifft und mit seinem Ende die Wasseroberfläche erreicht, um die Luft direkt der Atmosphäre zu entnehmen. —

Schließlich sei noch die bemerkenswerte Tatsache hervorgehoben, daß bei den Trichopteren, deren z. T. mit Tracheenkiemen ausgestattete Larven wir früher schon berücksichtigt haben, die Puppen selbst da zuweilen Kiemen besitzen, wo sie den Larven fehlen. Daraus erkennen wir ganz unzweideutig, daß die Puppe ihre Bedürfnisse vollkommen unabhängig von der Gestaltung ihrer Larve zu befriedigen weiß, indem sie selbst die geeigneten Mittel schafft. —

Man wird sich angesichts der vorstehende Seiten füllenden Tatsachen folgende Fragen vorlegen dürfen, deren Beantwortung freilich nicht ganz leicht ist: wie waren die Ursachen beschaffen, durch welche die Jugendformen veranlaßt wurden, ihre ursprüngliche Lebensweise aufzugeben und so zu sekundären und tertiären Larven zu werden, in deren nachträglicher Umgestaltung wir das eigentliche Wesen der Insektenmetamorphose kennen gelernt haben? Und wenn die Larven an die äußeren Bedingungen ausgezeichnet angepaßte Tiere geworden sind, warum werden sie dann nicht schon in diesem Zustande geschlechtsreif und geben nicht lieber die komplizierte Metamorphose ganz auf?

Wenn wir wissen, daß ganz allgemein bei den Tieren die Bedürfnisse zu verschiedenen Lebenszeiten verschieden sein können, so vermögen wir leicht zu erkennen, daß sie bei dem jugendlichen Insekt anders sein müssen, als bei dem fertigen; denn das junge Tier muß noch ganz erheblich wachsen und reichlich Nahrung aufnehmen, ohne doch wie die Imago durch die Fortpflanzung schon irgendwie in Anspruch genommen zu sein. Zugleich fehlen

der Jugendform ja in allen Fällen die Flügel und damit schon ist ihr die Möglichkeit genommen, ebenso zu leben wie die Imago, sofern die Flügel im Dienste des Nahrungserwerbs verwendet werden. Auf dieser Grundlage konnte sich ein so weites Auseinandergehen der Larve und der Imago entwickeln, wie wir es bei den Insekten antreffen; dies mußte aber nicht geschehen, wie die Insekten mit primären Larven beweisen. Warum ging die Zikadenlarve in die Erde und benutzte dabei ihre Vorderbeine zum Graben, bis sie schließlich zu den Schaufeln wurden, die das Tier heute besitzt? — Weil ihr die aus den Wurzeln gesogene Nahrung mehr zusagte, könnte man antworten. Aber warum wollte sie gerade diese Nahrung? Warum gingen andere Larven ins Wasser, ins Holz und unter die Rinde oder in andere Pflanzenteile, in Kot, faulende Substanzen u. s. f.? — Daß sie dabei einer bestimmten Neigung gefolgt sind und nicht der Zufall ihnen ihre Nahrung aufgezwungen hat, werden wir vermuten dürfen; die letzten Gründe für die Wahl ihrer Ernährungsweise werden uns einstweilen ebenso verborgen bleiben wie die Ursachen dafür, warum der Geschmack der Menschen so sehr verschieden ist. Jedenfalls haben sie sich alle so zu gestalten vermocht, daß sie ihre Umgebung zu ihrem Nutzen, im Interesse der Erhaltung ihres Lebens beherrschen mit jenen selbstgeschaffenen Mitteln, die wir zum Teil kennen gelernt haben und die in die Erscheinung treten zu lassen eine Tätigkeit ist, welche wir jedem lebenden Wesen zuerkennen müssen und die wir als Anpassungsfähigkeit bezeichnen. Ganz allgemein aber ist die Wahl der Jugendformen auf solche Nährstoffe gefallen, welche in der Natur reichlich vorhanden sind, weil eben gerade das junge Tier, um zu wachsen, einer reichlich fließenden Nahrungsquelle unbedingt bedarf. Nun sehen wir allerdings auch häufig die Imago noch fressen; ihr dient jedoch die Nahrung niemals mehr zum Wachstum des Körpers sondern nur noch zur Erhaltung des Lebens und zur Produktion der Fortpflanzungszellen und überhaupt aller Substanzen, welche zur Pflege der Brut Verwendung finden (Eierkokons, Wachs, Honig usw.). In sehr vielen Fällen aber übernimmt die Larve die Herbeischaffung des Nährmaterials auch für die ganze Lebensdauer der Imago, indem sie ihr mit dem Fettkörper genügende Reservestoffe übermittelt. Die Imago nimmt dann überhaupt keine Nahrung mehr auf und lebt ausschließlich noch der Fortpflanzung. In diesem Falle ist eine vollständige Arbeitsteilung durchgeführt: die Larve frißt und wächst, aber pflanzt sich nicht fort; die Imago frißt und wächst nicht, aber pflanzt sich fort. Das heißt mit anderen Worten: die Larve ist tätig im Interesse der

Erhaltung des Individuums, die Imago steht ganz im Dienste der Arterhaltung. In anderen Fällen ist diese Arbeitsteilung nicht so scharf durchgeführt, aber immer ist die Larve als fressendes und wachsendes Tier ohne Fortpflanzung anders tätig, als die Imago.

Da nun die Larve, dieser Arbeitsteilung entsprechend, für den Nahrungserwerb ausgezeichnet ausgerüstet ist, die Imago dagegen über alle Mittel zur Fortpflanzung verfügt: zum Aufsuchen des anderen Geschlechtes (wohlentwickelte Sinnesorgane, Flügel, Duftdrüsen), zur Begattung, zur Eiablage und zum Aufspüren und Erreichen der Nahrung für ihre Brut, an welche die Eier abgesetzt werden u. s. f., so stellt sich diese Arbeitsteilung als recht zweckmäßig dar. Dem einen Zustand sind im allgemeinen Organe eigen, die der andere nicht braucht; beide Entwicklungszustände haben sich ihren speziellen Aufgaben entsprechend gestaltet, jeder ohne Rücksicht auf den anderen. Ist die erste Aufgabe erfüllt, so geht das Tier durch die Metamorphose in den zweiten Zustand über und erhält mit ihm die Mittel, in viel vollkommener Weise, als es die Larve könnte, für die Erhaltung der Art zu sorgen. Daher begreifen wir, warum im allgemeinen die Larve nicht geschlechtsreif wird, sondern die Fortpflanzungsfähigkeit erst als Imago gewinnt. Wenn nun doch in manchen Fällen schon die Larven sich fortpflanzen, so ist es sehr auffallend, daß sie einander niemals begatten; stets geht diese Larvenbrut aus unbefruchteten Eiern hervor, wird also parthenogenetisch erzeugt. Wo aber die Begattung fortfällt, wird mit ihr eine wichtige Aufgabe der Imago ausgeschaltet und der Imagozustand kann ganz überflüssig werden, wenn zugleich die Larve imstande ist, ihre Brut so abzusetzen, daß sie ausreichende Nahrung findet. Nur da also, wo besondere Umstände es möglich machen, daß auch die Larve schon hinreichend für ihre Nachkommenschaft zu sorgen vermag, wird hiermit die Imago überflüssig und daher sterben die Larvenmütter, ohne jemals Imagines zu werden. Auf diese interessanten Verhältnisse noch weiter einzugehen, gestattet der Raum nicht mehr. —

Wenn es der vorstehenden Darstellung gelungen wäre, ein tieferes Verständnis für den vielgestaltigen nachembryonalen Entwicklungsverlauf der Insekten zu vermitteln, so hätte sie ihre Aufgabe erfüllt. Möge sie ernste Naturfreunde dazu anregen, an der Lösung mancher Frage, die sich ihnen vielleicht während des Lesens aufgedrängt hat, durch eigenes Beobachten und Nachdenken beizutragen.

Weitere Werke aus dem Verlag von Theod. Thomas in Leipzig

(Geschäftsstelle der Deutschen Naturwissenschaftlichen Gesellschaft) welche Mitglieder der D. N. G. zum Vorzugspreise erhalten.

Dr. E. W. Bredt, Deutsche Lande, Deutsche Maler. 34 Bogen in hoch 4° auf feinstem Mattkunstdruck, mit 80 Vollbildern, 60 Abbildungen im Text, 12 auf dunklem Karton aufgelegten Tafeln in Farbendruck. Preis in Künstlerleinen gebunden nach einem Entwurf von Prof Niemeyer-München, Mark 10.—, Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. Mk. 8.—.
Es ist ein Dokument der Schönheit unseres Vaterlandes, soweit die deutsche Zunge klingt, nicht der kalten toten Schönheit, wie sie in einer Momentphotographie festgehalten werden kann, sondern des stimmungsvollen Webens der Natur, dem inniges Verständnis und künstlerische Auffassung Leben und Seele verliehen haben.

Prof. Dr. Ludwig Büchner, Kraft und Stoff oder Grundzüge der natürlichen Weltordnung. Grosse Ausgabe. Preis: brosch. M. 5.—, geb. M. 6.—. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 3.75, geb. M. 4.50, Wohlfeile Ausgabe (gekürzt) Preis brosch. M. 2.50, geb. M. 3.—.
Büchners Kraft und Stoff, ein Buch, das in 19 Kultursprachen übersetzt ist und in unzähligen Exemplaren auf der ganzen bewohnten Erde verbreitet, bildet gewissermassen den festen Grund, auf dem sich die heutige Erkenntnistheorie aufbaut.

Prof. Dr. Ludwig Büchner, Liebe und Liebesleben in der Tierwelt. 2 Auflage. Brosch. M. 4.—, geb. M. 5.—. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 3.—, geb M. 3.75.
In dem obigen Werke legt der geistreiche und mutige Naturforscher seine anziehenden und wertvollen Beobachtungen auf dem so lehrreichen anregendem Gebiete der „Liebe und des Liebeslebens in der Tierwelt" in einem einheitlichen Spiegelbilde weiteren Kreisen dar.

Prof. Dr. Ludwig Büchner, Aus dem Geistesleben der Tiere oder Staaten und Taten der Kleinen. 4. Auflage. Brosch. M. 4.—, geb. M. 5.—. Vorzugspr. f. Mitgl. der D. N. G. brosch. M. 3.—, geb. M. 3.75.
Diese schöne, neue und erweiterte Ausgabe von Prof. Büchners reizendem Werkchen über Ameisen, Spinnen, Bienen, Wespen und Käfer, über deren Leben und Weben und ihre Klugheit bildet ein sehr anziehendes naturwissenschaftliches Lese- und Belehrungsbuch für weitere Bildungskreise.

Prof. Dr. Ludwig Büchner, Licht und Leben. Drei naturwissenschaftliche Beiträge zur Theorie der natürlichen Weltordnung. 2. verbesserte Auflage. Brosch. M. 4.—, geb. M. 5.—. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 3.—, geb. M. 3.75.

R. H. Francé, Der heutige Stand der Darwin'schen Fragen.

Eine Wertung der neuen Tatsachen u. Anschauungen. 2. völlig umgearbeitete und vermehrte Auflage, mit zahlreichen Abbildungen. Preis: brosch. M. 3.60, geb. M. 4.50. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 2.70, geb. M. 3.40.

Das Werk ist kein seichtes und spielerisches Unterhaltungsbuch, sondern eine würdige Auseinandersetzung der wichtigsten Lebensfragen und damit ein Wegweiser für denkende Köpfe und ernste Wahrheitssucher, denen es auf wirkliches Verständnis in einer der ersten aller Bildungsfragen ankommt.

Klassiker der Naturwissenschaften:

1. **Julius Robert Mayer** von Dr. S. Friedländer. Preis brosch. M. 3.—, geb. M 4.—. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 2.25, geb. M. 3.—
2. **Charles Darwin.** Eine Apologie und eine Kritik von Samuel Lublinski. Preis: brosch. M. 2.40, geb. M. 3.40. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 1.80, geb. M. 2.50.
3. **Karl Ernst von Baer** von Dr. Wilhelm Haacke. Preis: brosch. M. 3.—, geb. M, 4.—. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 2.25, geb. M. 3.—.
4. **Varenius** von Prof. Dr. S. Günther. Preis: brosch. M. 3.50, geb. M. 4.50. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 2.70, geb. M. 3.40.
5. **Plato und Aristoteles** von Lothar Brieger-Wasservogel. Preis: brosch. M. 3.50, geb. M. 4.50. Vorzugspreis für Mitglieder der D.N.G. brosch. M. 2.70, geb. M. 3.40.
6. **Hermann von Helmholtz** von Dr. Julius Reiner. Preis: brosch. M. 3.50, geb. M. 4.50. Vorzugspreis für Mitglieder der D.N. G. brosch. M. 2.70, geb. M. 3.40.

Prof. Dr. Ed. Kück, Das alte Bauernleben der Lüneburger Heide.

Studien zur niedersächsischen Volkskunde. Mit 41 Abbildungen, 24 Singweisen und 1 Karte, XVI und 279 Seiten, brosch. 6 M., in künstlerischem Einband 7.50 M. Für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 4.50, geb. M. 5.80.

Dr. F. Lütgenau, Darwin und der Staat.

Preisgekrönte Arbeit. Preis: brosch. M. 3.20, geb. M. 4.—. Vorzugspreis für die Mitglieder der D. N. G. M. 2.40, geb. M. 3.—.

Dr. W. Rheinhardt, Der Mensch als Tierrasse und seine Triebe.

Beiträge zu Darwin und Nietzsche. Preis: M. 3.—, geb. M. 4.—. Vorzugspreis für die Mitglieder der D. N. G. M. 2.25, geb. M. 3.—

Eine interessante Monographie auf Grund der Darwinschen Forschungen.

Dr. W. Rheinhardt, Schönheit und Liebe.

Ein Beitrag zur Erkenntnis des menschlichen Seelenlebens. Preis: M. 3.—, geb. M. 4.—. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. M. 2.25, geb. M. 3.—.

Der Verfasser geht von grossen und edlen Gesichtspunkten aus und wir würdigen seine Ausführungen als einen förderlichen Beitrag zur Psychologie der Zeit.

Prof. Dr. Otto Zacharias, Das Plankton als Gegenstand der naturkundlichen Unterweisung in der Schule.

Mit 28 Abbildungen im Text und einer Karte. 2. Auflage. Preis: brosch. M. 4.50, geb. M. 5.50. Vorzugspreis für Mitglieder der D. N. G. brosch. M. 3.40, geb. M. 4.20.

42